

Morphologische Untersuchungen
zur adaptiven Radiation des Verdauungstraktes
bei Papageien (Psittaci)

INAUGURALDISSERTATION

zur Erlangung der Philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der Philosophischen Fakultät II
der Universität Zürich

VON

MARCEL GÜNTERT

von Buttwil AG

Begutachtet von Herrn Prof. Dr. V. ZISWILER,
Zoologisches Museum der Universität Zürich

1982

Zürich 1980



Aus dem Zoologischen Museum der Universität Zürich

Morphologische Untersuchungen zur adaptiven Radiation
des Verdauungstraktes bei Papageien (Psittaci)¹⁾

A Morphological Study on the Adaptive Radiation
of the Digestive Tract in Parrots (Psittaci)

VON MARCEL GÜNTERT

Mit 13 Abbildungen

Abstract

The digestive tract of more than 54 individuals of 1300 parrot species was investigated by means of gross morphology, histology, and scanning electron microscopy. Differences of the structure of esophagus, glandular stomach, gizzard, and intestine are described and interpreted as adaptations to different diets, feeding and life habits. The evidence presented strongly suggests that the ancestors of recent parrots were forest-living birds with an unspecialized granivorous diet. *Nestor*, *Psittichas*, and the Loriinae, supposed to be the most primitive forms, prove all to be highly specialized in their digestive tract morphology. 2 main evolutionary trends were most successful in Old World forms:

- 1. Specialization to nectar feeding, which evolved at least 4 times independently, in the Loriinae, in *Loriculus*, *Lathamus discolor*, and perhaps in the *Opopsitta* group.
- 2. Colonization of open grassland and even deserts, combined with an improved locomotor activity, led to an almost exclusive granivory and the development of a more effective intestinal surface pattern, along with a shortening of the gut length. An extremely long intestine is often combined with a less differentiated type of proventricular glands and is supposed to be primitive among parrots.

Intestinal microvilli with a length of up to 7 μm — a unique structure among vertebrates — were found in the fructivorous *Psittichas* and, to a less extent, also in the nectarivorous Loriinae and *Loriculus*.

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	472
2. Material und Methoden	473
2.1. Untersuchungsmaterial	473
2.2. Grobmorphologie	477
2.3. Lichtmikroskopische Untersuchung	477
2.4. Raster-Elektronenmikroskopie	478
2.5. Quantitative Analyse	478
2.6. Gruppierung der Arten und Nomenklatur	478
3. Ergebnisse	479
3.1. Situs	479
3.2. Oesophagus	479

1) Dissertation der Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich. Die Arbeit entstand am Zoologischen Museum der Universität Zürich im Rahmen eines Forschungsprogramms von Prof. Dr. V. ZISWILER, das unterstützt wird vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

3.2.1. Grobmorphologie.	479
3.2.2. Mikroskopischer Bau	481
3.2.3. Oesophagusdrüsen (Gll. oesophageales)	481
3.2.4. Quantitativer Vergleich	482
3.2.5. Diskussion	485
3.3. Drüsenmagen	486
3.3.1. Grobmorphologie.	486
3.3.2. Anordnung und Form der zusammengesetzten Drüsen	489
3.3.3. Mikroskopischer Bau	491
3.3.4. Feinbau und Gefäßversorgung der zusammengesetzten Drüsen	492
3.3.5. Quantitativer Vergleich	493
3.3.6. Diskussion	496
3.4. Muskelmagen	499
3.4.1. Grobmorphologie.	499
3.4.2. Mikroskopischer Bau	499
3.4.3. Quantitativer Vergleich	502
3.4.4. Diskussion	504
3.5. Darm	505
3.5.1. Grobmorphologie	505
3.5.2. Mikroskopischer Bau	505
3.5.3. Quantitativer Vergleich.	508
3.5.4. Diskussion	510
4. Schlußdiskussion	513
4.1. Zur Frage der Modifizierbarkeit der Verdauungsorgane	513
4.2. Die adaptive Radiation der Verdauungsorgane.	514
4.3. Strukturelle Differenzierung der Verdauungsorgane und Verwandtschaftsbeziehungen bei Papageien	520
5. Zusammenfassung	523
6. Literatur	524

1. Einleitung

Die Papageien bilden mit etwa 340 Species eine der artenreichsten Vogelordnungen. Dieser Formenvielfalt steht die große Einheitlichkeit in Habitus und Körperbau entgegen. Für die evolutive Entfaltung scheint die Ernährungsspezialisierung besonders bedeutsam gewesen zu sein; neben Arten mit fast ausschließlicher Ernährung durch Körner umfaßt die Ordnung Fruchtfresser und hochspezialisierte Nektarfresser. Entsprechend dieser Radiation in der Ernährungsweise sind strukturelle Unterschiede in den Organen der Nahrungsaufnahme und in den Verdauungsorganen zu erwarten.

Die Morphologie des Schnabel-Zungenbereiches und mit der Nahrungsaufnahme zusammenhängende Verhaltensweisen sind von HOMBERGER (1980) ausführlich dargestellt worden. Über den Verdauungstrakt der Papageien liegen zwar zahlreiche Einzeluntersuchungen vor, doch liegt deren Schwergewicht entweder auf einem Vergleich zwischen verschiedenen Vogelordnungen (GADOW 1879; SWENANDER 1901; MITCHELL 1901; BEDDARD 1911; MÜLLER 1922) oder auf einer Beschreibung der makroskopischen und mikroskopischen Anatomie des Verdauungsapparates nur einzelner Arten (GRESCHIK 1917; FEDER 1969). Erwähnenswert sind ferner die Untersuchungen von JOOS (1941) über die Ontogenese des Verdauungstraktes bei *Melopsittacus* und von STEINBACHER

(1934, 1935) über die Morphologie bei Nektarspezialisten und bei *Micropsitta*. Die Arbeit von BÖKER (1929) über den Eulenzpapagei, *Strigops*, enthält leider keine Angaben über den mikroskopischen Bau der Organe dieser inzwischen fast ausgestorbenen Form.

In der bisherigen Literatur fehlt jedoch ein Vergleich des Verdauungssystems an einem breiten Spektrum von Arten aus verschiedenen Verwandtschaftsgruppen und mit unterschiedlicher Ernährungsweise. Das Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, die morphologische Vielfalt deskriptiv zu erfassen und zu vergleichen, die Befunde funktionell zu interpretieren und damit zum Verständnis der adaptiven Radiation und der evolutiven Differenzierung der Papageien beizutragen.

Zahlreiche Personen haben durch ihre wertvolle Mithilfe zu dieser Arbeit beigetragen. Allen voran danke ich Herrn Prof. Dr. V. ZISWILER, auf dessen Anregung hin diese Untersuchung entstanden ist, für sein Interesse und seine stets wohlwollende Unterstützung. Zu Dank verpflichtet bin ich Herrn Dr. R. BURKARD, Künsnacht, der in großzügiger Weise den größten Teil des Untersuchungsmaterials zur Verfügung stellte. Weitere Vögel erhielt ich durch Vermittlung von Herrn Dr. P. DOLLINGER, Bundesamt für Veterinärwesen Bern, sowie von den Herren H. ROSENBERGER, Stäfa, und D. RUESS, Heerbrugg. Herr Prof. Dr. H. R. HOHL ermöglichte die Untersuchungen am Raster-Elektronenmikroskop des Instituts für Pflanzenbiologie der Universität Zürich. Frau S. WICK und meiner Kollegin Frau Dr. V. KRULIS danke ich für die Mithilfe bei der Herstellung der histologischen Präparate, Frau D. METZGER für die technische Arbeit am REM. Wertvolle Anregungen ergaben sich aus der Diskussion mit meinen Kolleginnen Dr. D. HOMBERGER, Baton Rouge (Louisiana), R. LANDOLT, Zürich, sowie mit den Herren H. L. BREGULLA, Port Vila (New Hebrides), und C. KRAUSE, Canberra. MARTINA DUBACH danke ich für die Anfertigung der Grafiken.

2. Material und Methoden

2.1. Untersuchungsmaterial

Für die vorliegende Untersuchung standen mir insgesamt 520 Individuen aus 134 Arten zur Verfügung; bei 10 Arten konnten zudem Vertreter verschiedener Subspecies verglichen werden (Tabelle 1). Von 36 Exemplaren aus 24 Arten wurde der ganze Verdauungstrakt oder zumindest einzelne seiner Abschnitte histologisch untersucht. 66 Exemplare erhielt ich lebend oder frisch tot, bei den übrigen handelte es sich um tiefgefrorenes Material.

Tabelle 1. Untersuchungsmaterial

Species (bzw. Subspecies)	Anzahl Ex.:		Bezugs- größe
	Grobmorph. (Frischmat.)	Histo- logie	
Loriinae (LOR)			
<i>Chalcopsitta atra</i> (SCOPOLI)	2	—	5,75
<i>Chalcopsitta cardinalis</i> (G. R. GRAY)	1	—	5,48
<i>Chalcopsitta sintillata</i> (TEMMINCK)	2 (1)	—	5,65
<i>Charmosyna multistriata</i> (ROTHSCHILD)	1	—	3,27
<i>Charmosyna palmarum</i> (GMELIN)	8 (2)	—	3,11
<i>Charmosyna papou</i> (SCOPOLI)	2	—	4,12
<i>Charmosyna placensis</i> (TEMMINCK)	2	—	3,27
<i>Charmosyna pulchella</i> G. R. GRAY	7 (1)	—	3,24
<i>Charmosyna rubronotata</i> (WALLACE)	2	—	3,14

(Fortsetzung Tabelle 1)

Species (bzw. Subspecies)	Anzahl Ex.:		Bezugs- größe
	Grobmorph. (Frischmat.)	Histo- logie	
<i>Eos cyanogenia</i> BONAPARTE	1	—	5,19
<i>Eos reticulata</i> (S. MÜLLER)	2	—	5,31
<i>Eos squamata</i> (BODDAERT)	1	—	5,10
<i>Glossopsitta concinna</i> (SHAW)	1	—	4,31
<i>Glossopsitta pusilla</i> (SHAW)	2	1	3,18
<i>Lorius chlorocercus</i> GOULD	1	—	5,31
<i>Lorius domicella</i> (LINNAEUS)	1	—	5,65
<i>Lorius garrulus</i> (LINNAEUS)	5	—	5,64
<i>Lorius lory</i> (LINNAEUS)	1 (1)	1	5,94
<i>Neopsittacus musschenbroekii</i> (SCHLEGEL)	2	—	3,63
<i>Neopsittacus pullicauda</i> HARTERT	1 (1)	—	3,21
<i>Phigys solitarius</i> (SUCKOW)	7 (2)	1	4,09
<i>Pseudeos fuscata</i> (BLYTH)	2	—	5,44
<i>Trichoglossus goldiei</i> SHARPE	6 (1)	—	3,57
<i>Trichoglossus h. haematodus</i> (LINNAEUS)	3	—	4,72
<i>T. h. capistratus</i> (BECHSTEIN)	2	—	4,79
<i>T. h. massena</i> BONAPARTE	6 (1)	—	4,52
<i>T. h. moluccanus</i> (GMELIN)	4 (2)	1	5,02
<i>Trichoglossus iris</i> (TEMMINCK)	9	—	3,73
<i>Trichoglossus johnstoniae</i> HARTERT	7 (2)	1	3,80
<i>Trichoglossus ornatus</i> (LINNAEUS)	4	—	4,27
<i>Trichoglossus versicolor</i> LEAR	1	—	3,63
<i>Vini australis</i> (GMELIN)	10 (1)	1	3,60
Loriculus-Gruppe (LOC)			
<i>Loriculus galgulus</i> (LINNAEUS)	3	—	2,88
<i>Loriculus philippensis</i> (P. L. S. MÜLLER)	4	1	3,21
<i>Loriculus vernalis</i> (SPARRMAN)	1 (1)	1	3,08
Opopsitta-Gruppe (OPO)			
<i>Opopsitta diophthalma</i> (HOMBRON und JACQUINOT)	4	—	3,50
<i>Psittaculirostris desmarestii</i> (DESMAREST)	2	—	4,20
<i>Psittaculirostris salvadorii</i> (OUSTALET)	5 (1)	—	4,48
Nestorinae (NES)			
<i>Nestor notabilis</i> GOULD	1	1	9,24
Psitttrichadinae (PTR)			
<i>Psitttrichas fulgidus</i> (LESSON)	4 (1)	2	8,41
Micropsitta-Gruppe (MIC)			
<i>Micropsitta finschii</i> (RAMSAY)	4 (1)	1	2,53
Cacatuinae (CAC)			
<i>Cacatua alba</i> (P. L. S. MÜLLER)	2	—	7,62
<i>Cacatua ducorsii</i> PUCHERAN	2	—	6,91
<i>Cacatua leadbeateri</i> (VIGORS)	1	—	7,15

(Fortsetzung Tabelle 1)

Species (bzw. Subspecies)	Anzahl Ex.:		Bezugs- größe
	Grobmorph. (Frischmat.)	Histo- logie	
<i>Cacatua moluccensis</i> (GMELIN)	1	1	8,70
<i>Cacatua roseicapilla</i> VIEILLOT	1	—	6,64
<i>Cacatua sanguinea goffini</i> (FINSCH)	1 (1)	—	6,08
<i>Cacatua sulphurea</i> (GMELIN)	3	—	6,32
<i>Nymphicus hollandicus</i> (KERR)	10 (2)	1	4,24
<i>Probosciger aterrimus</i> (GMELIN)	2	—	8,92
Platyercinae (PLA)			
<i>Barnardius barnardi</i> (VIGORS UND HORSFIELD)	5	—	4,72
<i>Barnardius zonarius</i> (SHAW)	6 (1)	—	5,18
<i>Cyanorhampus auriceps</i> (KUHLE)	7 (2)	1	3,52
<i>Cyanorhampus novaezelandiae</i> (SPARRMAN)	3 (1)	1	4,08
<i>Eunymphicus c. cornutus</i> (GMELIN)	1	—	4,72
<i>Eu. c. uvacensis</i> (LAYARD UND LAYARD)	6 (1)	1	4,56
<i>Lathamus discolor</i> (WHITE)	4	1	3,87
<i>Melopsittacus undulatus</i> (SHAW)	7 (2)	1	3,50
<i>Neophema chrysostomus</i> (KUHLE)	3	—	3,42
<i>Neophema elegans</i> (GOULD)	3	—	3,33
<i>Neophema petrophila</i> (GOULD)	2	—	3,33
<i>Neophema pulchella</i> (SHAW)	7 (1)	—	3,36
<i>Neophema splendida</i> (GOULD)	12	—	3,33
<i>Neopsephotus bourkii</i> (GOULD)	8 (2)	1	3,48
<i>Platyercus adscitus</i> (LATHAM)	2	—	4,87
<i>Platyercus caledonicus</i> (GMELIN)	5	—	5,19
<i>Platyercus e. elegans</i> (GMELIN)	6 (1)	1	4,92
<i>Pl. e. adelaidae</i> GOULD	1	—	4,56
<i>Pl. e. flaveolus</i> GOULD	3	—	4,97
<i>Platyercus eximius</i> (SHAW)	3	—	4,72
<i>Platyercus icterotis</i> (KUHLE)	1	—	3,94
<i>Platyercus venustus</i> (KUHLE)	5	—	4,16
<i>Psephotus chr. chrysoterygius</i> GOULD	5	—	3,57
<i>Ps. chr. dissimilis</i> COLLETT	10	—	3,65
<i>Psephotus h. haematogaster</i> (GOULD)	7	—	4,04
<i>Ps. h. haematorrhous</i> GOULD	2	—	4,09
<i>Ps. h. narethae</i> H. L. WHITE	5	—	3,96
<i>Psephotus haematonotus</i> (GOULD)	4	1	3,80
<i>Psephotus varius</i> CLARK	5	—	3,80
<i>Purpureicephalus purpureus</i> (KUHLE)	4 (1)	1	4,72
Prosopeia-Gruppe (PRO)			
<i>Prosopeia personata</i> (G. R. GRAY)	2	—	6,28
<i>Prosopeia tabuensis</i> (GMELIN)	12 (1)	—	6,38
Alisterus-Gruppe (ALI)			
<i>Alisterus a. amboinensis</i> (LINNAEUS)	4	—	5,75
<i>Al. a. hypophonioides</i> (S. MÜLLER)	3 (2)	—	5,33

(Fortsetzung Tabelle 1)

Species (bzw. Subspecies)	Anzahl Ex.:		Bezugs- größe
	Grobmorph. (Frischmat.)	Histo- logie	
<i>Alisterus chloropterus</i> (RAMSAY)	1	—	5,00
<i>Alisterus scapularis</i> (LICHTENSTEIN)	6	—	5,90
<i>Aprosmictus erythropterus</i> (GMELIN)	4	—	4,98
<i>Aprosmictus jonquillaceus</i> (VIEILLOT)	5	—	4,94
Eclectus-Gruppe (ECL)			
<i>Eclectus roratus</i> (P. L. S. MÜLLER)	6	—	7,18
<i>Geoffroyus geoffroyi</i> (BECHSTEIN)	3 (1)	2	4,31
<i>Geoffroyus heteroclitus</i> (HOMBRON und JACQUINOT)	2	—	4,40
<i>Polytelis alexandrae</i> (GOULD)	7	—	4,81
<i>Polytelis anthopeplus</i> (LEAR)	1	—	5,27
<i>Polytelis swainsonii</i> (DESMAREST)	1	—	5,07
<i>Prioniturus discurus</i> (VIEILLOT)	1	—	4,48
<i>Prioniturus luconensis</i> STEERE	2	—	4,33
<i>Prioniturus platurus</i> (VIEILLOT)	2	—	4,93
<i>Psittacula alexandri</i> (LINNAEUS)	3	—	4,31
<i>Psittacula columboides</i> (VIGORS)	1	—	3,96
<i>Psittacula cyanocephala</i> (LINNAEUS)	3	—	4,01
<i>Psittacula eupatria</i> (LINNAEUS)	2	—	5,94
<i>Psittacula krameri</i> (SCOPOLI)	6 (2)	—	4,82
<i>Psittacula longicauda</i> (BODDAERT)	5	—	4,67
<i>Psittacula roseata</i> BISWAS	1	—	4,01
<i>Psittinus cyanurus</i> (FORSTER)	4	—	3,95
<i>Tanygnathus megalorynchos</i> (BODDAERT)	2	—	6,80
Agapornis-Gruppe (AGA)			
<i>Agapornis cana</i> (GMELIN)	4 (1)	—	2,85
<i>Agapornis l. lilianae</i> SHELLEY	7	—	3,17
<i>A. l. nigrigenis</i> W. L. SCLATER	2	—	3,19
<i>Agapornis p. personata</i> REICHENOW	4	—	3,35
<i>A. p. fischeri</i> REICHENOW	12 (5)	2	3,45
<i>Agapornis pullaria</i> (LINNAEUS)	14 (1)	—	3,25
<i>Agapornis roseicollis</i> (VIEILLOT)	6 (3)	3	3,64
<i>Agapornis taranta</i> (STANLEY)	2	—	3,80
Psittacus-Gruppe (PSI)			
<i>Poicephalus gulielmi</i> (JARDINE)	1	—	5,60
<i>Poicephalus robustus</i> (GMELIN)	1	—	6,54
<i>Poicephalus senegalus</i> (LINNAEUS)	9 (3)	1	4,88
<i>Psittacus erithacus</i> LINNAEUS	6 (2)	1	6,97
Neotropische Formen (NTR)			
<i>Amazona aestiva</i> (LINNAEUS)	5 (2)	1	7,14
<i>Amazona albifrons</i> (SPARRMAN)	1	—	5,23
<i>Amazona dufresniana</i> (SHAW)	1 (1)	—	6,51

(Fortsetzung Tabelle 1)

Species (bzw. Subspecies)	Anzahl Ex.:		Bezugs- größe
	Grobmorph. (Frischmat.)	Histo- logie	
<i>Amazona mercenaria</i> (TSCHUDI)	1	—	6,42
<i>Amazona ochrocephala</i> ssp. (GMELIN)	6	—	6,94
<i>Am. o. auropalliata</i> (LESSON)	1 (1)	—	7,94
<i>Anodorhynchus hyacinthinus</i> (LATHAM)	1	—	10,91
<i>Ara ambigua</i> (BECHSTEIN)	1 (1)	1	10,20
<i>Ara ararauna</i> (LINNAEUS)	1 (1)	—	10,00
<i>Ara chloroptera</i> G. R. GRAY	1 (1)	—	10,50
<i>Aratinga guarouba</i> (GMELIN)	2	—	6,10
<i>Aratinga leucophthalmus</i> (P. L. S. MÜLLER)	1	—	5,75
<i>Aratinga pertinax</i> (LINNAEUS)	2 (2)	—	4,48
<i>Aratinga solstitialis</i> (LINNAEUS)	2	—	4,56
<i>Brotogeris jugularis</i> (P. L. S. MÜLLER)	5	—	3,47
<i>Enicognathus leptorhynchus</i> (KING)	1	—	6,20
<i>Forpus coelestis</i> (LESSON)	2	—	2,93
<i>Forpus passerinus</i> (LINNAEUS)	11	1	2,84
<i>Hapalopsittaca melanotis</i> (LAFRESNAYE)	1	—	4,79
<i>Pionites leucogaster</i> (KUHLE)	1	—	4,99
<i>Pionites melanocephalus</i> (LINNAEUS)	2 (1)	—	5,02
<i>Pionopsitta pileata</i> (SCOPOLI)	2	1	4,64
<i>Pionus chalcopterus</i> (FRASER)	1	—	5,94
<i>Pionus fuscus</i> (P. L. S. MÜLLER)	1	—	5,43
<i>Pionus maximiliani</i> (KUHLE)	1 (1)	—	6,08
<i>Pionus sordidus</i> ssp. (LINNAEUS)	1	—	6,65
<i>P. s. corallinus</i> BONAPARTE	3	—	6,30
<i>Pionus tumultuosus</i> (TSCHUDI)	1	—	5,80
<i>Pyrrhura molinae</i> (MASSÉNA und SOUANCÉ)	4	—	4,41
<i>Triclaria malachitacea</i> (SPIX)	1	—	4,86

2.2. Grobmorphologie

Der Verdauungstrakt wurde herauspräpariert und in gekühlter isotonischer Kochsalzlösung ausgelegt. In diesem Zustand wurde die Länge des Oesophagus, des Drüsenmagens und des Darmes gemessen. Anschließend wurden die Verdauungsorgane in 4%igem Formol fixiert. Bei Lupenvergrößerung wurden die Verteilung der Schleimhautpapillen und der Drüsen im Oesophagus, Form, Größe und Anordnung der Drüsen im Drüsenmagen, die Struktur der Koilinschicht des Muskelmagens sowie das Schleimhautrelief des Darmes untersucht. Dieses Vorgehen gestattete eine Auswertung der erwähnten Merkmale auch an Material, bei welchem sich eine histologische Verarbeitung nicht mehr gelohnt hätte. Soweit wie möglich wurden jedoch die grobmorphologischen Befunde an Hand der mikroskopischen Präparate ausgewählter Formen überprüft. Gewicht und Dimensionen des Muskelmagens wurden stets im fixierten Zustand bestimmt; im Gegensatz zu Frischmaterial bleibt dabei die Form des Organs nach dem Aufschneiden erhalten.

2.3. Lichtmikroskopische Untersuchung

Für Übersichtspräparate wurden Paraffinschnitte von 7 μ m Dicke nach den herkömmlichen Methoden angefertigt und mit Hämalun-Eosin, Goldner, z. T. auch mit Azan gefärbt; diese Färbun-

gen wurden jeweils mit Alciangelb kombiniert zur Darstellung von sauren Mucopolysacchariden. Die Probe auf Keratin im Oesophagusepithel wurde, nach Oxydation mit Perameisensäure, mittels der Paraldehydfuchsin-Methode (PEARSE 1951) durchgeführt. Zur Darstellung der Microvilli im Darmepithel wurden 1 bis 5 μm dicke Schnitte mit Molybdänhämatoxylin nach Held sowie Eisenhämatoxylin nach Heidenhain (ROMEIS 1968) gefärbt. Vom Muskelmagen wurden Gefrierschnitte angefertigt, da durch die Paraffineinbettung die Koilinschicht unschneidbar hart wird.

2.4. Raster-Elektronenmikroskopie

Neben plastischen Bildern von reich strukturierten Oberflächen erbrachte die REM-Untersuchung wertvolle Aufschlüsse über Form und Größe der Microvilli im Darmepithel. Zur Entfernung des Schleims wurde das Material vor der Fixierung in Glutardialdehyd, bzw. in ersten Versuchen in 4%igem Formol, ausgiebig mit Cacodylatpuffer gespült. In einigen Fällen war allerdings eine auch nur annähernde Reinigung vom Schleim unmöglich; der physiologische Zustand des Gewebes dürfte dabei eine Rolle gespielt haben. Die Gewebeproben wurden anschließend in einer 1%igen Lösung von Osmiumtetroxid nachfixiert, in Alkohol entwässert und in Amylacetat gebracht. Nach Critical Point Drying wurde mit Gold bedampft. Besonders gute Resultate ergaben sich nach mehrfacher Osmieren unter Verwendung von Thiocarbohydrazid (MALICK 1975); auch bei Vergrößerungen bis 20000:1 und bei entsprechend hoher Spannung kam es kaum mehr zu Aufladungen der Proben. Ein scharfes Bild erhält man auch bei dieser Methode nur nach Bedampfung mit einer dünnen Goldschicht.

2.5. Quantitative Analyse

Infolge der beträchtlichen Größenunterschiede zwischen den untersuchten Arten (*Micropsitta* 16 gr, *Anodorhynchus* 1200 g) mußten die Meßwerte durch Transformation vergleichbar gemacht werden. Als geeignete Transformationsgröße für Längenmasse hat sich die Gewichtslänge, die 3. Wurzel aus dem Körpergewicht, erwiesen (RENSCH 1948; ZISWILER 1967). Im Gegensatz zu RENSCH (1948) habe ich das Gesamtgewicht, einschließlich der Eingeweide, verwendet. In der Regel wurden die von einem Individuum gewonnenen Meßwerte mit dessen Eigengewicht transformiert; wenn Tiere stark verfettet oder abgemagert waren, wurde aus der Gesamtzahl der untersuchten Individuen einer Art ein mittleres Körpergewicht errechnet und dieses für die Transformation der Daten von im Gewicht abweichenden Vögeln verwendet. Bei Formen mit deutlichem Sexualdimorphismus in bezug auf die Körpergröße wurden die mittleren Gewichte für beide Geschlechter getrennt ermittelt. Die mittlere Gewichtslänge ist aus Tabelle 1 ersichtlich.

Quantitative Unterschiede zwischen verschiedenen Gruppen wurden mit Hilfe des parameterfreien Wilcoxon-Mann-Whitney-Tests (CONOVER 1971) auf Signifikanz geprüft. Da die Anzahl untersuchter Individuen pro Art verschieden und eine Gewichtung der mit mehreren Exemplaren vertretenen Formen nicht beabsichtigt war, wurde das arithmetische Mittel der transformierten Meßwerte bzw. der Indices jeder Art verwendet; diese Artmittelwerte liegen auch den Gruppenmitteln zugrunde. In der Größe deutlich verschiedene Subspecies wurden getrennt verrechnet.

Die gegenseitige Abhängigkeit zweier Variablen wurde, sofern das Datenmaterial es erlaubte, durch eine auf linearer Regression basierende Korrelationsanalyse untersucht. In anderen Fällen wurde eine vermutete Korrelation zwischen Merkmalspaaren an Hand der Rangkorrelation auf Signifikanz geprüft (SPEARMAN'S rho, in CONOVER 1971; SACHS 1974).

2.6. Gruppierung der Arten und Nomenklatur

Für Vergleiche und Diskussion wurden die Arten zu Gruppen zusammengefaßt (Tabelle 1). Diese haben Gebrauchswert und sind bezüglich ihrer Zusammensetzung nicht gleichwertig. Einige entsprechen den heute gesicherten Verwandtschaftsgruppen (z. B. *Cacatuinae*, *Loriinae*). Gattungen, deren Verwandtschaft umstritten ist, wurden gesondert behandelt (*Agapornis*, *Alisterus*, *Loriculus*, *Prosopcia*). Eine Abtrennung der neotropischen Formen, welche möglicherweise eine künstliche

Sammelgruppe bilden, erscheint angesichts ihrer von den altweltlichen Papageien isoliert verlaufenen Evolution berechtigt. Die Reihenfolge der Gruppen soll keine Verwandtschaftsbeziehungen implizieren.

Neben den Gattungsgruppen (Abkürzungen vgl. Tabelle 1) wird im Text zwischen Nektarfressern (Loriinae und *Loriculus*) und Körnerfressern unterschieden. In diesen Sammelbegriffen sind die zumindest teilweise nektarivoren Arten der *Opopsitta*-Gruppe sowie *Lathamus* nicht enthalten. Die Einzelformen *Nyctor*, *Psittichas* und *Micrositta* sind gleichfalls keiner der beiden Diätgruppen zugeordnet und werden jeweils einzeln erwähnt.

Der Begriff „Diät“ darf bei Papageien nicht im strengen Sinn verstanden werden; er wird im Sinn von Vorzugsnahrung eingesetzt. Eine Zusammenstellung des Nahrungsspektrums der meisten altweltlichen Gruppen gibt HOMBERGER (1980). Die anatomischen Termini entsprechen der Nomenklatur von McLELLAND (1979) und KING und McLELLAND (1979), doch werden im Text nach Möglichkeit deutsche Begriffe verwendet.

In der Nomenklatur folge ich FORSHAW (1973), mit wenigen Abweichungen: 1. *Lorius domicella* (LINNAEUS): „domicella“ ist Apposition; vgl. die originale Schreibweise „*Psittacus Domicella*“. 2. *Nyctophotus bourkii* (GOULD): monotypisches Genus aufrechterhalten. 3. In den Gattungen *Cacatua*, *Platyercus* und *Psephotus* werden verschiedene Taxa in Anlehnung an PETERS (1937) nur auf Subspecies-Niveau abgetrennt. 4. *Cacatua ducorpsii* PUCHERAN: vgl. EISENMANN und FORSHAW (1974). 5. Die Feinsystematik der Gattung *Agapornis* entspricht derjenigen von MOREAU (1948).

3. Ergebnisse

3.1. Situs

Der Situs der Verdauungsorgane aller von mir untersuchten Papageienarten stimmt mit den für *Melopsittacus* beschriebenen Verhältnissen überein (EVANS 1969; FEDER 1969). Geringfügige Abweichungen oder Proportionsänderungen ergeben sich allenfalls infolge der unterschiedlichen Dimensionen des Magens und des Darmes. So sind bei den Loriinae und *Loriculus*, mit kleinem Muskelmagen und kurzem Darm, die Leberlappen länger als bei den übrigen Arten; v. a. der rechte Lappen ist stark verlängert.

3.2. Oesophagus

3.2.1. Grobmorphologie

Bei allen Papageien ist ein Kropf (Ingluvies) ausgebildet, welcher den Oesophagus in eine kraniale Pars cervicalis und eine caudale Pars thoracica unterteilt. Der Kropf kommt einerseits durch eine starke Erweiterung der Oesophaguswand, andererseits auch durch den schlingenförmigen Verlauf des Oesophagus zustande; auf die Unmöglichkeit einer Zuordnung zum Sack- bzw. Schlingentyp haben bereits SWENANDER (1901), PERNKOPF und LEHNER (1937) und JOOS (1941) hingewiesen. Der Oesophagus verläuft im cervicalen Bereich entlang der rechten Halsseite, dorsal der Trachea, erweitert sich allmählich gegen den Beginn des mittleren Drittels seiner Gesamtlänge und zieht sodann ventral vor dem Hals zur linken Seite, wodurch der Kropfgrund auf die Furcula bzw. auf die sie ersetzenden Ligamente zu liegen kommt. Die Mündung der Pars thoracica liegt links der Medianen vor dem Hals, bei körnerfressenden Arten sowie bei *Loriculus* nur wenig links der Medianebene und knapp über dem tiefsten Punkt des Kropfgrundes. Ein Recessus erstreckt sich nach links und dorsal, so daß der Kropf im gefüllten Zu-

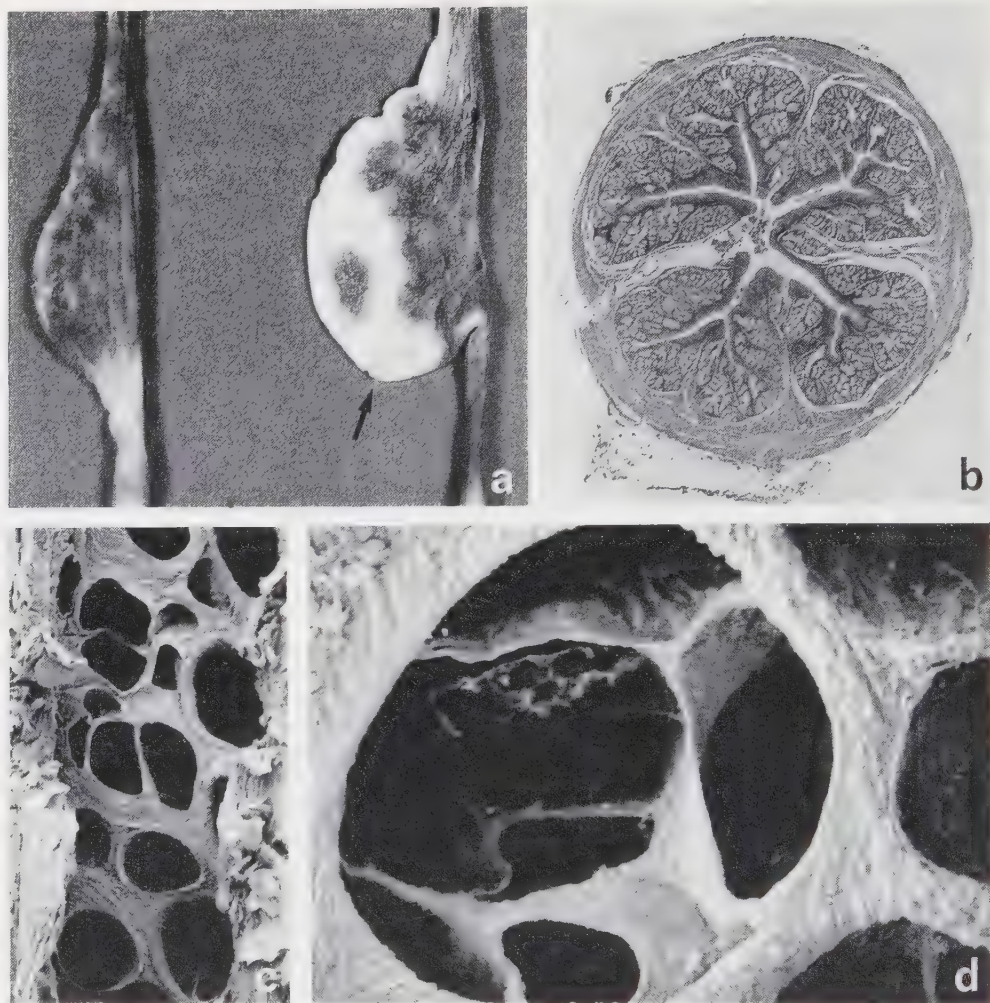


Abb. 1. a) *Lorius lory*, *Pionus fuscus* (rechts): Kropf. Pfeil: Recessus. $0,88\times$
 b) *Ara ambiguus*: Oesophagus mit Schleimdrüsen. Querschnitt, H.-E.-Färbung. $15,6\times$
 c, d) *Aratinga guarouba*: Oesophagusdrüsen; REM-Aufnahmen, Epithel entfernt. c) Drüsenmündungen, $80\times$. d) Kammersystem einer Drüse, $256\times$.

stand mehr oder weniger symmetrisch vor dem Hals liegt. Dieser Recessus ist auch am leeren, ausgebreiteten Organ deutlich zu erkennen (Abb. 1a).

Bei den Loriinae und in der *Opopsitta*-Gruppe dagegen ist der Kropfausgang stärker nach links und dorsal verlagert, weil die Oesophagusschlinge sich weiter nach dorso-lateral hinzieht und erst weit über dem Kropfgrund nach medio-caudal umbiegt. Bei einem solchen Schlingenverlauf fehlt ein Recessus (Abb. 1a), oder er ist, wie bei den Vertretern der *Opopsitta*-Gruppe, höchstens angedeutet. Die unterschiedliche Lage des Kropfausganges und deren Funktion wird besonders deutlich am gefüllten Organ in situ

erkennbar. In der für die Loriinae typischen Anordnung kommt die Ausmündung — bei horizontaler bis aufgerichteter Körperhaltung des Vogels — weit über den Kropfgrund zu liegen. Dadurch ergibt sich ein Siphon-Effekt, durch welchen die Nahrung passiv im Kropf zurückgehalten wird. Experimentell läßt sich dieser Effekt leicht nachweisen, indem man toten Vögeln den Kropf mit einer Flüssigkeit, z. B. verdünntem Formalin, prall füllt und sie während einiger Stunden in vertikaler Stellung am Kopf befestigt hängen läßt. Bei den Loriinae bleibt der Kropf praktisch vollständig gefüllt, während er sich bei den Körnerfressern bis auf einen kleinen Rest im Kropfgrund entleert.

Die Loriinae unterscheiden sich von allen andern Formen durch den geringeren Umfang der Pars cervicalis (Abb. 1a). Während dieser Abschnitt des Oesophagus meist 2- bis 3mal weiter ist als die Pars thoracica, beträgt das Verhältnis der beiden Umfänge bei den Loriinae nur 1 : 1 bis 1.5 : 1; eine Ausnahme bilden die beiden *Neopsittacus*-Arten, die mit einem Verhältnis von 2,5 : 1 im Bereich der Körnerfresser liegen.

3.2.2. Mikroskopischer Bau

In seiner mikroskopischen Struktur weicht der Oesophagus der Papageien nicht vom für Vögel charakteristischen Bautyp ab. Die Schleimhaut wölbt sich mit einer wechselnden Anzahl von Falten in das Lumen vor. Am Aufbau dieser Falten sind Epithel, Lamina propria sowie die L. muscularis mucosae beteiligt, welche an der Faltenbasis zumindest stark verdickt ist oder aber in die Falten hineinreicht. In der Pars cervicalis sind die Faltenkuppen mehr oder weniger reich mit spitzen, nach caudal gerichteten Papillen besetzt. Die Zahl der Falten ist abhängig vom Umfang des Oesophagus und damit auch von der Körpergröße des Vogels; in der engeren Pars thoracica ist die Anzahl (6 bis 14 Falten) meist geringer als in der Pars cervicalis (8 bis 21 Falten). Die Angaben von NITZSCH (1862) und GADOW (1879) betreffend eine konstante Faltenzahl bei Papageien wurden bereits durch BARTHELS (1895) und SWENANDER (1901) als unzutreffend widerlegt.

Eine Verhornung des Epithels läßt sich trotz der intensiven Abplattung der oberflächlichsten Zellagen, verbunden mit starker Kerndegeneration, nur in wenigen Fällen nachweisen. Bei *Agapornis p. fischeri*, *A. roseicollis* und bei *Ara ambigua* sind die am weitesten kranial gelegenen Schleimhautpapillen verhornt, und nur bei *Psittacus erithacus* fällt der Keratinnachweis im Epithel des ganzen Oesophagus positiv aus.

3.2.3. Oesophagusdrüsen (Gll. oesophageales)

Bei allen Papageien sind die Oesophagusdrüsen auf die Pars thoracica beschränkt, in welcher sie über einen variablen Bereich verteilt sind. In der Regel treten die vordersten Drüsen etwa in der Mitte der Pars thoracica oder erst knapp vor dem Drüsenmagen auf; nur bei wenigen Arten findet man sie gleich nach dem Kropfausgang. Es handelt sich um durch Bindegewebesepten reich gekammerte mucöse Drüsen, deren Sekret sich mit Alcianfarbstoffen intensiv färbt. Die Drüsen liegen alle exoepithelial in der Lamina propria, doch stets innerhalb der Lamina muscularis mucosae, welche stellenweise zwischen die Drüsen hineinragt, ähnlich wie in die Falten im drüsenlosen Teil des Oesophagus (Abb. 1b). Die kranialen Drüsen sind relativ klein und weisen nur wenige Kam-

mem auf; sie liegen in den Faltentälern oder an der Faltenbasis und münden stets am Grund der Faltentäler. Gegen den Magen hin nimmt die Größe der Drüsen und zugleich die Intensität der Kammerung zu (Abb. 1 d). Die Drüsen liegen hier auch im zentralen Bindegewebe der Falten und münden zusätzlich an den Faltenseiten; einzig die Kuppen bleiben frei von Drüsenöffnungen. Unmittelbar vor dem Magen nehmen die Drüsen fast die ganze Dicke der Oesophaguswand ein, welche dadurch wie angeschwollen wirkt. Im Gewebe um die Drüsen finden sich stets reichlich Lymphocyten sowie zahlreiche Blutgefäße, welche bei einigen Arten zu eigentlichen Blutlakunen erweitert sind.

Das sekretorische Epithel der Drüsen besteht aus hochprismatischen Zellen mit basalen Zellkernen. Zahlreiche Drüsentubuli münden jeweils in einen gemeinsamen, mit demselben Epithel ausgekleideten Sammelraum, aus welchem das Sekret durch eine Öffnung im mehrschichtigen Oesophagusepithel ins Lumen abgegeben wird; ein spezielles Ausführung-Epithel ist nicht ausgebildet. GRESCHIK (1917) hat bei *Amazona aestiva* Flimmerzellen im Innern der Oesophagusdrüsen beschrieben. Bei meinem Exemplar von *Amazona aestiva* lassen sich keine Zilienzellen feststellen, doch zeigt *Ara ambigu* eindeutig ein Flimmerepithel mit genau derselben fleckenweisen intraglandulären Verteilung im Bereich des Sammelraumes und im Mündungsbereich der Tubuli. Diese Flimmerzellen sind beschränkt auf die caudal gelegenen, großen Schleimdrüsen. Bei allen übrigen histologisch untersuchten Arten lassen sich keine Flimmerzellen erkennen.

3.2.4. Quantitativer Vergleich

Am Oesophagus habe ich folgende Masse bestimmt:

- Die Gesamtlänge vom caudalen Larynxrand bis zum Beginn des Drüsenmagens, definiert durch das erste Auftreten von Glandulae ventriculares profundae; die Kropfschlinge wurde zuvor durch Lösen der Adventitia gestreckt,
- die Ausdehnung des mit Schleimhautpapillen versehenen Bereiches vom caudalen Larynxrand bis zu den am weitesten caudal gelegenen Papillen, am fixierten, aufgeschnittenen Organ geschätzt auf $\frac{1}{10}$ der Länge der Pars cervicalis,
- die Länge der Pars thoracica, vom Kropfausgang bis zum Beginn des Drüsenmagens,
- die Länge des Schleimdrüsen enthaltenden Abschnittes, am fixierten, aufgeschnittenen Organ gemessen als Distanz zwischen der am weitesten kranial gelegenen Drüsenmündung und dem Beginn des Drüsenmagens.

An mikroskopischen Präparaten wurde die Dicke des Epithels an den Seiten der Falten sowie die Mächtigkeit der Lamina propria gemessen; aus mindestens 5 Messungen pro Individuum wurde ein Mittelwert berechnet. Bei der mittleren Epitheldicke (Tabelle 2) streuen die Einzelmessungen um $\pm 20\%$ des angegebenen Wertes. Der Anteil abgeplatteter Zellen an der Dicke der Lamina epithelialis wurde auf 10% genau geschätzt. Auf die Angabe von Dimensionen der Muskelschichten wird verzichtet, da die Meßwerte zu sehr vom Kontraktionszustand der Muskulatur abhängig sind.

Der Oesophagus ist bei den Loriinae und den Vertretern der *Opopsitta*-Gruppe signifikant länger als bei den übrigen Gruppen, vermutlich infolge der stärkeren Schlingenbildung im Kropfbereich (Abb. 2). Auffällige Unterschiede zeigen sich im Papillenbesatz. Obgleich die intraspezifische Variabilität sehr hoch ist — innerhalb einzelner Arten können die Werte zwischen 20 und 100% der Pars cervicalis schwanken —, lassen sich doch gruppentypische Tendenzen erkennen (Abb. 2). Die Loriinae, *Loriculus*

Tabelle 2. Oesophagus. Maßwerte histologischer Strukturen

Pc: Pars cervicalis, Pth: Pars thoracica, transf: transformierte μm -Werte, Abplatt. %: Abplattung der Epithelzellen in % der Mächtigkeit der L. epithelialis.

Species (Subspecies)	Lamina epithelialis			Lamina propria		
	in μm		transf	in μm		transf
	Pc	Pth		Pc	Pth	
<i>Glossopsitta pusilla</i>	24	36	7,7	39	33	12,5
<i>Lorius lory</i>	60	72	10,1	36	30	6,1
<i>Phigys solitarius</i>	69	84	18,8	42	39	11,4
<i>Trich. h. moluccanus</i>	69	72	14,0	41	27	8,2
<i>Trich. johnstoniae</i>	96	108	25,9	42	27	11,4
<i>Vini australis</i>	78	72	21,8	24	23	6,7
<i>Loriculus vernalis</i>	42	57	13,6	26	24	8,3
<i>Nestor notabilis</i>	120	90	13,0	30	33	3,3
<i>Psittichas fulgidus</i>	90	81	10,8	27	24	3,3
<i>Micropsitta finschii</i>	54	45	21,3	6	6	2,4
<i>Cacatua moluccensis</i>	148	132	17,0	33	36	3,8
<i>Cyanorhamphus auriceps</i>	60	60	17,2	6	9	1,7
<i>Cyanorh. novaezelandiae</i>	66	48	13,4	9	10	2,2
<i>Eumyphicus c. uvaceusis</i>	60	90	13,2	8	9	1,8
<i>Lathamus discolor</i>	42	24	10,9	21	23	5,4
<i>Neopsephotus bourkii</i>	33	36	9,5	12	14	3,5
<i>Platycercus elegans</i>	69	90	14,0	12	9	2,4
<i>Psephotus haematonotus</i>	78	90	20,5	15	18	4,0
<i>Purpureicephalus spurius</i>	45	60	9,5	18	15	3,8
<i>Agapornis p. fischeri</i>	72	78	20,9	23	21	6,5
<i>Agapornis roseicollis</i>	54	60	14,8	18	14	5,0
<i>Psittacus erithacus</i>	124	141	17,7	26	24	3,8
<i>Amazona aestiva</i>	114	78	16,0	21	24	3,0
<i>Ara ambigua</i>	60	93	5,9	15	15	1,5
<i>Pionopsitta pileata</i>	85	96	16,9	14	11	3,0
						2,4

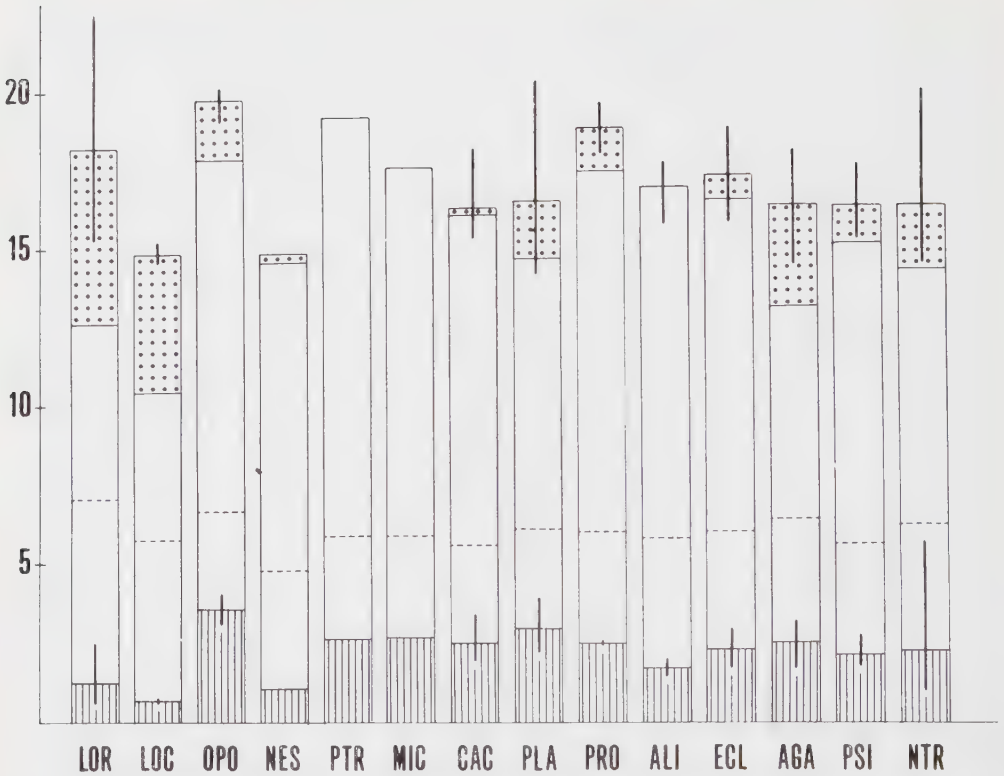


Abb. 2. Oesophagus, quantitativer Vergleich.

Mittelwerte der Gruppen, transformierte Millimeter-Werte. Säulenhöhe: Oesophaguslänge mit Variationsbreite. Punktraster: Ausdehnung der Schleimhautpapillen. Strichraster: Ausdehnung des Schleimdrüsen enthaltenden Abschnittes, mit Variationsbreite. Die gestrichelte Linie zeigt den Beginn der Pars thoracica an. Abkürzungen und Zusammensetzung der Gruppen vgl. Tabelle 1.

und *Agapornis*, etwas weniger extrem auch die *Opopsitta*-Gruppe und die *Platycercinae*, sind durch reiche Papillenbildung ausgezeichnet, während bei *Nestor*, *Psittichas*, *Micropsitta*, den *Cacatuinae* und in der *Alisterus*-Gruppe Papillen völlig fehlen oder höchstens in geringer Zahl unmittelbar caudal des Larynx vorhanden sind. Einige Gruppen sind bezüglich der Schleimhautpapillen heterogen: In der *Eclectus*-Gruppe zeigt nur die Gattung *Psittacula* mit Werten um 20% eine nennenswerte Papillenbildung. Die größte Variabilität findet man unter den neotropischen Formen, wo neben Arten ohne Papillen (*Enicognathus*, *Hapalopsittacus*, *Pionopsitta* und *Pionus*) die Vertreter von *Aratinga*, *Brotheris*, *Forpus* und *Pionites* Werte von 60 bis 80% aufweisen.

Die Länge der Pars thoracica, welche etwa $\frac{1}{3}$ der Gesamtlänge einnimmt, zeigt eine hohe positive Korrelation zur Oesophaguslänge. Der Korrelationskoeffizient r , bei linearer Regression, beträgt für die Gesamtheit der Arten 0,93; für die einzelnen Gruppen variiert r zwischen 0,88 und 0,97.

Die Dicke der Lamina epithelialis zeigt interspezifisch große Unterschiede; eine Beziehung zur Art der Ernährung ist nicht festzustellen (Tabelle 2). Die Abplattung der Epithelzellen setzt bei körnerfressenden Arten rascher über den basalen Zellschichten ein als bei Nektarfressern (Tabelle 2). Deutliche Unterschiede ergeben sich in der Mächtigkeit der Lamina propria. Bei den Loriinae und *Loriculus* ist diese Bindegewebsschicht dicker, die Unterschiede Loriinae-Platycercinae bzw. Loriinae-Körnerfresser sind signifikant. Innerhalb der Platycercinae zeichnet sich *Lathamus* durch eine relativ kräftig ausgebildete Lamina propria aus (Tabelle 2).

Die Ausdehnung des die Oesophagusdrüsen enthaltenden Abschnittes der Pars thoracica zeigt interessante Unterschiede zwischen den verschiedenen Gruppen (Abb. 2). Die nektarivoren Loriinae und *Loriculus* sowie *Nestor* haben am wenigsten Drüsen, doch ergeben sich auch zwischen einzelnen Körnerfressergruppen Unterschiede. *Lathamus* weist mit 3,95 einen der höchsten Werte unter den Platycercinae auf. Die *Opopsitta*-Gruppe erreicht den höchsten Gruppenmittelwert und unterscheidet sich damit klar von den Nektarfressern.

3.2.5. Diskussion

Der Oesophagus zeigt grobmorphologisch, bei einer weitgehenden Übereinstimmung im mikroskopischen Bau, einige bemerkenswerte Differenzierungen in der Gruppe der Loriinae, teilweise auch bei anderen Formen. Die spezielle Kropfform, bei welcher durch den Siphon-Effekt das Abfließen der Nahrung in den Magen passiv verhindert wird, darf als Anpassung an die vorwiegend flüssige Nahrung bei Nektarivorie gedeutet werden. Bei Körnerfressern dürfte ein über den Kropfgrund verlagerter Ausgang die Entleerung des Kropfes erschweren. Erstaunlich ist deshalb das Auftreten derselben Kropfkongfiguration in der *Opopsitta*-Gruppe. Für eine Beurteilung der funktionellen Zusammenhänge ist jedoch der Anteil von Nektar in der Nahrung dieser Formen zu wenig bekannt; möglicherweise erlaubt die Kleinheit der Feigensamen eine andere Kropfstruktur als die größeren Nahrungspartikel der körnerfressenden Papageien.

Der Umfang der Pars cervicalis, der bei den Loriinae geringer ist als bei allen übrigen Arten, dürfte in erster Linie abhängig sein von der Größe der Nahrungspartikel, welche bei der Nahrungsaufnahme den Oesophagus passieren bzw. beim Atzvorgang wieder aufgewürgt werden. Bezeichnend ist dabei, daß die vorwiegend körnerfressenden *Neopsittacus*-Arten diese Verengung der Pars cervicalis nicht zeigen.

Eine weitere Anpassung in Richtung Nektarivorie, die zusätzlich bei *Loriculus* und *Lathamus* auftritt, ist die verdickte Lamina propria. Da diese Schicht zur Hauptsache aus kollagenem Bindegewebe besteht, verleiht sie der Oesophaguswand, auf Kosten der Dehnbarkeit, eine erhöhte Festigkeit. Auch hier dürfte die Größe der Nahrungspartikel als limitierender Faktor wirksam sein.

STEINBACHER (1935) hat bei *Micropsitta pusio* eine stark verdickte Lamina epithelialis gefunden, welche er in Analogie zum verdickten Epithel termitenfressender Apodidae als Anpassung an die Insektennahrung, vermutlich Termiten, gedeutet hat. *Micropsitta finschii* weist eine zwar hohe, aber nicht die maximale Epitheldicke auf; sie wird darin von mehreren Arten, auch Nektarfressern, übertroffen (Tabelle 2). Solange die Frage

der Vorzugsnahrung von *Micropsitta*, nach FORSHAW (1973) Flechten und Pilze, nicht geklärt ist, sind diese morphologischen Befunde nicht abschließend zu deuten.

Die Schleimhautpapillen in der Pars cervicalis scheinen funktionell bedeutungslos zu sein, da sie ohne jede Beziehung zur Diät der Arten auftreten; auch spricht die erhebliche intraspezifische Variabilität gegen einen hohen Selektionsdruck auf diese Struktur. HOMBERGER (1980) hat in der Mundhöhlenschleimhaut ähnliche Unterschiede in bezug auf den Papillenbesatz gefunden. Offenbar neigen gewisse Papageiengruppen zu vermehrter Papillenbildung in der Schleimhaut der Mund-Schlund-Region, da die Intensität des Papillenbesatzes in der Mundhöhle mit der Dichte und Ausdehnung im Oesophagus parallel einhergeht.

3.3. Drüsenmagen

3.3.1. Grobmorphologie

Der äußerlich als Drüsenmagen (Proventriculus) vom Muskelmagen abgrenzbare Abschnitt des Vorderdarmes enthält bei Papageien nur im kranialen Teil, dem Drüsenstück (Proventriculus s. str., Regio glandularis) zusammengesetzte Drüsen (Glandulae proventriculares profundae). Ein in seiner Ausdehnung variables Schaltstück (Zona intermedia gastris) vor dem Eingang in den Muskelmagen ist ausschließlich mit Schlauchdrüsen (Gll. proventriculares superficiales) besetzt. Das Schaltstück wird von einer Sekretschicht, einem Produkt dieser Schlauchdrüsen, ausgekleidet, welche im Bereich der letzten zusammengesetzten Drüsen als zähe Schleimschicht, weiter caudal jedoch als typische Koilinschicht (Cuticula gastrica) ausgebildet ist. Die Sekretschicht zeigt die bei Papageien typische Grünfärbung; ihre Festigkeit nimmt gegen den Muskelmagen hin zu, doch erreicht sie nicht dieselbe Mächtigkeit. Bei den Loriinae und *Loriculus* bleibt die Schicht bis zum Muskelmagen schleimartig weich.

Die zusammengesetzten Drüsen sind bei Körnerfressern im Drüsenstück homogen verteilt, doch sind bei Kakadus, *Psittichas*, *Tangynathus* und vielen neotropischen Arten Längsfalten vorhanden, welche durch die unterschiedliche Höhe der einzelnen zusammengesetzten Drüsen zustande kommen. Diese Faltenbildung, an welcher die darunterliegenden Gewebeschichten nicht beteiligt sind, scheint auf die größeren Arten beschränkt zu sein (Tabelle 3). Im Gegensatz dazu lagern sich bei den Loriinae, bei *Loriculus* und andeutungsweise auch bei *Nestor* die zusammengesetzten Drüsen stets zu Drüsenfeldern (STEINBACHER 1934) oder Juga (SWENANDER 1901) zusammen. Bei dieser Anordnung liegen sich 2 große, langgestreckte Drüsenfelder gegenüber, während die Zonen zwischen den Feldern entweder mit sehr kleinen, einfacher gebauten zusammengesetzten Drüsen oder nur noch mit Schlauchdrüsen besetzt sind. In diesem extremen Fall reicht das Schaltstückepithel mehr oder weniger weit nach kranial zwischen die Drüsenfelder hinein (Tabelle 3: Trennung).

Zusätzlich zu den beiden Hauptfeldern können im caudalen Drittel des Drüsenstücks 2 kleine Drüsenfelder zwischen den Hauptfeldern, also gegenüber diesen um 90 Grad versetzt, auftreten. Bei einzelnen Arten, v. a. bei extremen Nektarspezialisten, folgen weiter caudal nochmals 1 bis 2 winzige Drüsenfelder (Tabelle 3). Eine derartige Aufsplitterung der zusammengesetzten Drüsen ist ausschließlich innerhalb der Loriinae

Tabelle 3. Drüsenmagen, qualitative Merkmale

Legende:

Drüsenverteilung:

H homogen verteilt

P polsterartige Verdickungen des Drüsenlagers

F Drüsenlager faltenbildend

J Zusammengesetzte Drüsen zu Drüsenfeldern (Juga) zusammengefaßt

Anzahl:

Anzahl der Juga, Falten oder Polster

Trennung:

Trennung der Drüsenfelder, in Bruchteilen der Länge des Drüsenstückes

ZRS:

zusätzliche Radiärsepten: + vorhanden

— fehlend

s selten

Art	Drüsenvert.	Anzahl	Trennung	Gipfel	ZRS	Schichten
<i>Chalcopsitta atra</i>	J	2 + 2	0	++	+	5—6
<i>Ch. cardinalis</i>	J	2 + 2	1/4	++	+	5
<i>Ch. sinillata</i>	J	2 + 2	2/3	++	+	5
<i>Charmosyna multistriata</i>	J	2 + 2	1/1	—	+	4
<i>Ch. palmarum</i>	J	2 + 2 + 1	1/1	—	+	3
<i>Ch. papou</i>	J	2 + 2	1/1	+	+	5
<i>Ch. placentis</i>	J	2 + 2	3/4	—	+	3
<i>Ch. pulchella</i>	J	2 + 2 + 1	4/5—1/1	—	+	3
<i>Ch. rubronotata</i>	J	2 + 2	4/5—1/1	—	+	4
<i>Eos cyanogenia</i>	J	2 + 2	0	—	—	5
<i>Eos reticulata</i>	P	2	0	—	—	3
<i>Eos squamata</i>	J	2 + 2	0	—	—	5
<i>Glossopsitta concinna</i>	J	2 + 2	1/2	++	+	4—5
<i>Gl. pusilla</i>	J	2 + 2 + 1	4/5	+	+	3
<i>Lorius domicella</i>	P	2	0	—	—	3
<i>L. garrulus</i>	J (juv.: P)	2 + 2	0	+	+	4—5
<i>L. lory</i>	J	2 + 2	0	++	+	5
<i>Neopsittacus musschenbroeckii</i>	P	2	0	—	—	4
<i>N. pullicauda</i>	P	2	0	—	—	4
<i>Phigys solitarius</i>	J	2 + 2 + 2	2/3—1/1	++	+	4
<i>Pseudeos fuscata</i>	J	2 + 2 + 2	2/3	++	+	5
<i>Trichoglossus goldiei</i>	J	2 + 2	1/3—1/4	+	+	4—5
<i>Tr. h. haematodus</i>	J (juv.: P)	2 + 2	0	+	+	4
<i>Tr. h. capistratus</i>	J	2 + 2	0	+	+	4
<i>Tr. h. massena</i>	J	2 + 2	0—1/1	+	+	4—5
<i>Tr. h. moluccanus</i>	J	2 + 2 + 2	1/3—1/1	++	+	5
<i>Tr. iris</i>	P	2	0—1/3	—	—	3
<i>Tr. johnstoniae</i>	P	2	0—1/2	—	+	4
<i>Tr. ornatus</i>	J	2 + 2	0	+	s	4
<i>Tr. versicolor</i>	J	2 + 2	3/4	+	+	4
<i>Vini australis</i>	J	2 + 2 + 2	3/4	—	s	3—4

(Fortsetzung Tabelle 3)

Art	Drüsenvert.	Anzahl	Trennung	Gipfel	ZRS	Schichten
<i>Loriculus galgulus</i>	J	2	2/3	—	—	2—3
<i>L. philippensis</i>	J	2	1/2	—	—	2—3
<i>L. vernalis</i>	J	2	1/2	—	—	3
<i>Opopsitta diophthalma</i>	P	2	0	—	—	2
<i>Psittacalirostris desmarestii</i>	H	—	0	—	—	2
<i>Ps. salvadorii</i>	H	—	0	—	—	2
<i>Nestor notabilis</i>	(J)	2	0	—	—	4
<i>Psitttrichas fulgidus</i>	F	5—6	0	—	—	2
<i>Micropsitta finschii</i>	H	—	0	—	—	3
<i>Cacatua</i> sp.	F	7—8	0	—	—	3
<i>Nymphicus hollandicus</i>	H/(P)	2	0	—	—	3
<i>Probosciger aterrimus</i>	F	7—8	0	—	—	3
<i>Barnardius</i> sp.	H	—	—	—	—	2
<i>Cyanorhamphus</i> sp.	H	—	—	—	—	2
<i>Eunymphicus cornutus</i>	H	—	—	—	—	3
<i>Lathamus discolor</i>	H/P	0—2	—	—	—	3
<i>Melopsittacus undulatus</i>	H	—	—	—	—	1—2
<i>Neophema</i> sp.	H	—	—	—	—	2—3
<i>Neopsephotus bourkii</i>	H	—	—	—	—	2
<i>Platyercus</i> sp.	H	—	—	—	—	2
<i>Psephotus chrysopterygius</i>	H	—	—	—	—	3
<i>Ps. haematogaster</i>	H	—	—	—	—	2—3
<i>Ps. haematonotus</i>	H	—	—	—	—	2
<i>Ps. varius</i>	H	—	—	—	—	2—3
<i>Purpureicephalus spurius</i>	H	—	—	—	—	2
<i>Prosopeia</i> sp.	H	—	—	—	—	2
<i>Alisterus amboinensis</i>	H	—	—	—	—	2—3
<i>A. chloropterus</i>	H	—	—	—	—	1
<i>A. scapularis</i>	H	—	—	—	—	2—3
<i>Aprosinctus erythropterus</i>	H	—	—	—	—	3
<i>Ap. jonquillaceus</i>	H	—	—	—	—	3
<i>Eclectus roratus</i>	F/H	8	—	—	—	2
<i>Geoffroyus</i> sp.	H	—	—	—	—	2
<i>Polytelis alexandrae</i>	H	—	—	—	—	2—3
<i>P. anthopeplus</i>	H	—	—	—	—	2
<i>P. swainsonii</i>	P	2	—	—	—	2
<i>Prioniturus</i> sp.	H	—	—	—	—	2
<i>Psittacula</i> sp.	H	—	—	—	—	2
<i>Ps. longicauda</i>	F	6	—	—	—	2
<i>Psittinus cyanurus</i>	H	—	—	—	—	2
<i>Tanygnathus megalorynchos</i>	F	8	—	—	—	2
<i>Agapornis cana</i>	H	—	—	—	—	1—2
<i>A. lilianae</i> ssp.	H	—	—	—	—	1—2
<i>A. personata</i> ssp.	H	—	—	—	—	2
<i>A. pullaria</i>	H	—	—	—	—	2
<i>A. roseicollis</i>	H	—	—	—	—	2
<i>A. taranta</i>	H	—	—	—	—	2
<i>Poicephalus gulielmi</i>	H	—	—	—	—	3

(Fortsetzung Tabelle 3)

Art	Drüsenvert.	Anzahl	Trennung	Gipfel	ZRS	Schichten
<i>Poicephalus robustus</i>	H	—	—	—	—	3
<i>Poicephalus senegalus</i>	F	4—5	—	—	—	3
<i>Psittacus erithacus</i>	F	3—4	—	—	—	3
<i>Amazona</i> sp.	F/H	4—5	—	—	—	2—3
<i>Anodorhynchus hyacinthinus</i>	F	5	—	—	—	2
<i>Ara</i> sp.	F/H	4—5	—	—	—	2—3
<i>Aratinga</i> sp.	H	—	—	—	—	2—3
<i>Brotheria jugularis</i>	H	—	—	—	—	3
<i>Enicognathus leptorhynchus</i>	F	4	—	—	—	3
<i>Forpus</i> sp.	P	2	—	—	—	2
<i>Hapalopsittacus melanotis</i>	H	—	—	—	—	3
<i>Pionites</i> sp.	P	2	—	—	—	3
<i>Pionopsitta pileata</i>	F	4	—	—	—	3
<i>Pionus</i> sp.	F/P	2—8	—	—	—	2—3
<i>Pyrrhura molinae</i>	P	2	—	—	—	3
<i>Triclaria malachitacea</i>	H	—	—	—	—	3

anzutreffen, wenn auch nicht bei allen ihren Vertretern. Unter den Ausnahmen mit bloß 2 Hauptfeldern oder sogar nur solchen entsprechenden polsterartigen Verdickungen des Drüsenlagers findet man die Formen mit einem hohen Körneranteil in der Nahrung.

Die Dicke des Drüsenlagers und damit auch die Höhe der einzelnen zusammengesetzten Drüsen nimmt normalerweise nach einer anfänglichen Zunahme vom kranialen Ende des Drüsenmagens her gegen das Schaltstück hin wieder ab. Bei den Loriinae dagegen liegt die stärkste Erhöhung bei Arten mit ausgeprägter Drüsenfelderbildung in beiden Hauptfeldern weit caudal. Die caudalen Drüsen sind stark verlängert und oft in mehreren Schichten übereinander gestaffelt. Das Drüsenfeld nimmt damit an Dicke vom Oesophagus her allmählich zu und fällt nach Erreichen des caudalen Gipfelpunktes jäh gegen das Schaltstück ab (Tabelle 3: Gipfelbildung). In Querschnitten wird ersichtlich, daß sich die gegenüberliegenden Drüsenfelder berühren und daß das Lumen auf 2 schmale, seitliche Durchgänge eingeengt wird (Abb. 3a).

3.3.2. Anordnung und Form der zusammengesetzten Drüsen

Größe und Form der zusammengesetzten Drüsen sind innerhalb eines Individuums nicht konstant. Entsprechend der variablen Dicke des Drüsenlagers sind die kranialsten Drüsen niedrig und isoprismatisch bis kugelig. Erst weiter caudal nehmen sie an Höhe zu und erreichen ihre charakteristische Form. Die längsten Drüsen finden sich gegen das Ende des ersten bzw. im mittleren Drittel des Drüsenstücks. Danach werden die Drüsen wieder niedriger, ihre Gestalt wird eiförmig bis kugelig, und anstelle eines tiefen Zentralkanals tritt eine seichte Einbuchtung des Oberflächenepithels. Einzig bei Loriinae mit Gipfelbildung liegen die längsten zusammengesetzten Drüsen am caudalen Ende des Drüsenfeldes.

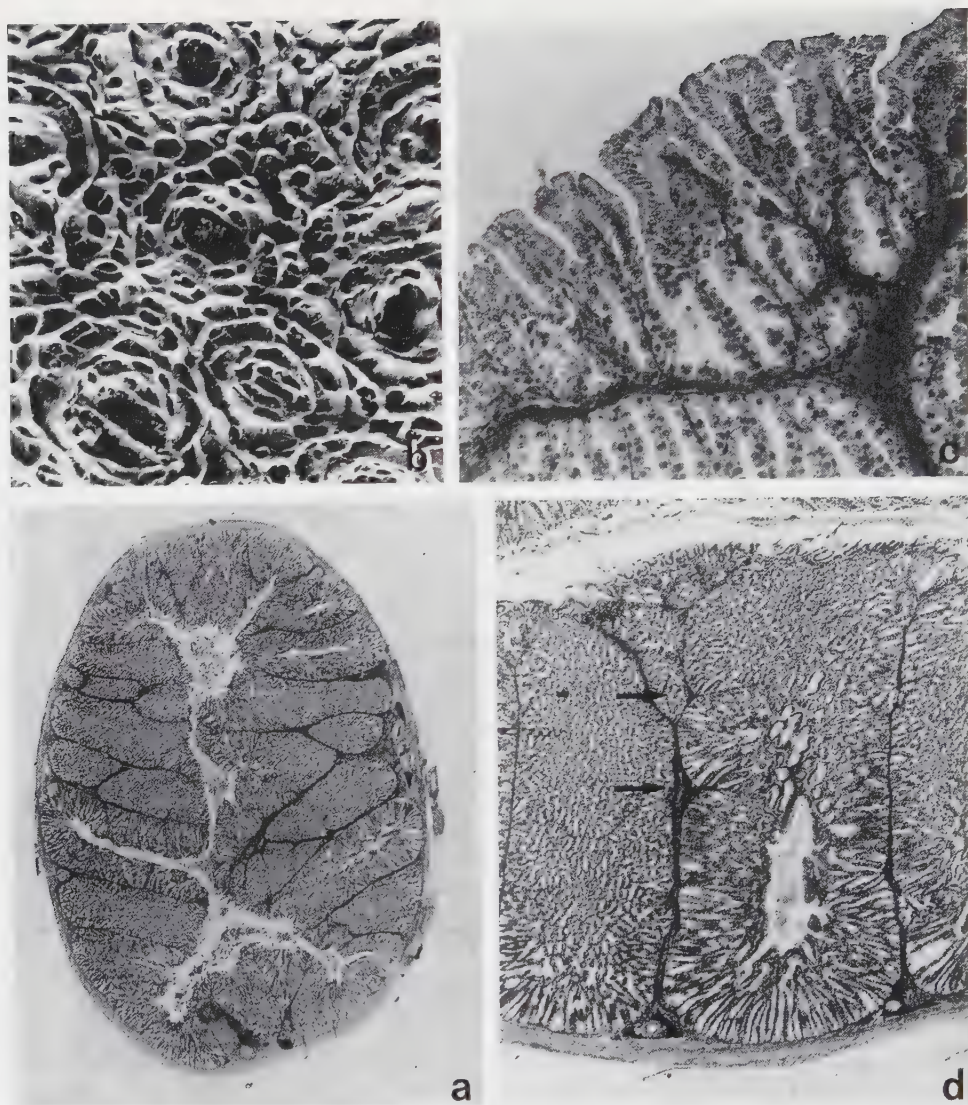


Abb. 3. Drüsenmagen.

- a) *Trichoglossus haematodus*: Querschnitt, Azan. 13,4 $\times$.
- b) *Lathamus discolor*: Aufsicht auf das Drüsenlager, mit Mündungen von zusammengesetzten Drüsen und oberflächlichen Schlauchdrüsen. Epithel entfernt. REM-Aufnahme, 71,3 $\times$.
- c) *Trichoglossus haematodus*: Querschnitt, Azan. Schlauchdrüsen mit mucösen hochprismatischen Zellen und polygonalen Zellen. 300 $\times$.
- d) *Trichoglossus haematodus*: Querschnitt, Azan. Zusammengesetzte Drüse mit zusätzlichen Radiärsepta (Pfeil). 33,75 $\times$.

Kleine Drüsen von kugelförmiger Form und ohne den typischen Zentralkanal treten ferner unter der Schlauchdrüsenhaut, zwischen den Mündungen der größeren zusammengesetzten Drüsen auf. Einfach gebaute Drüsen kommen somit bei allen Papageien vor; ein Vergleich der Differenzierung der zusammengesetzten Drüsen muß deshalb auf die längsten Drüsen jeder Art beschränkt bleiben.

Entsprechend der Anordnung auf einem Kreis oder auf einer Ellipse — im Querschnitt betrachtet — sind die zusammengesetzten Drüsen basal breiter als im Halsbereich; ihr Durchmesser nimmt gegen das Magencavum hin mehr oder weniger stark ab. Die Form der Drüsen variiert damit von fast zylindrischen bis kegelförmigen bzw. hochprismatischen bis pyramidalen Typen. Einzig bei *Prioniturus*, *Geoffroyus* und *Hapalopsittacus* sind ausschließlich kleine, kugelförmige Drüsen vorhanden.

Die zusammengesetzten Drüsen sitzen der Magenwand selten senkrecht auf. In der Regel ist ihre Längsachse nach caudal geneigt. Besonders auffällig ist diese Neigung bei den langen Drüsen der Loriinae.

Eine optimale Raumausschöpfung im Drüsenlager wird bei vielen Arten durch Einfügen kürzerer und meist schmaler Drüsen, welche mit ihrer Basis die Magenwand nicht erreichen, erzielt. Diese Drüsen dringen bis $\frac{3}{4}$, $\frac{1}{2}$ oder nur $\frac{1}{4}$ der maximal möglichen Tiefe in das Drüsenlager ein, hinzu kommen die erwähnten kugelförmigen Drüsen unmittelbar unter der Schlauchdrüsenhaut. Obwohl Übergänge vorhanden sind, lassen sich auf Grund dieser Staffelung in die Tiefe bis 5 Schichten unterscheiden, deren Anzahl mehr oder weniger gruppentypisch ist (Tabelle 3).

3.3.3. Mikroskopischer Bau

Die Auskleidung des Drüsenmagens besteht aus einem einschichtigen Epithel mit hochprismatischen, mucösen Zellen. Dieses bildet zusammen mit der Lamina propria feine Falten oder Lamellen, welche sich im Drüsenstück konzentrisch um die Mündungen der zusammengesetzten Drüsen legen, im Schaltstück in Längsrichtung verlaufen. Am Grund der Falten münden zahlreiche Schlauchdrüsen (Abb. 3b), welche vollständig oder zumindest gegen die Mündung hin ebenfalls mit hochprismatischen, mucösen Zellen ausgekleidet sind. Im Drüsenstück sind jedoch bei vielen Arten ihre Endstücke nicht mehr mit mucösen Zellen besetzt, sondern es erfolgt gegen den Tubulusgrund ein plötzlicher Wechsel zu polygonalen Zellen (PGZ), welche sich histologisch nicht von den PGZ in den zusammengesetzten Drüsen unterscheiden (Abb. 3c). Einen besonders ausgedehnten Besatz mit PGZ zeigen die Schlauchdrüsen der Loriinae, von *Loriculus* und *Agapornis*, während bei anderen Formen dieser Zelltyp nur in einzelnen Schlauchdrüsen oder nur unmittelbar am Tubulusgrund nachzuweisen ist, mitunter auch vollständig fehlt.

Unter der Schlauchdrüsenhaut liegen, durch eine der Lamina propria zuzurechnende Bindegewebsschicht getrennt, die zusammengesetzten Drüsen; eine interglanduläre Muskelschicht fehlt allen untersuchten Formen. Nach außen sitzen die zusammengesetzten Drüsen einer kompakten Schicht der Lamina propria auf, welche reichlich mit Blutgefäßen versehen ist. Es folgt die der Lamina muscularis mucosae entsprechende Längsmuskelschicht; die anschließende Tela submucosa ist auch in diesem Abschnitt

des Verdauungstraktes äußerst dünn. Im Gegensatz zum Oesophagus zeigt die Tunica muscularis jetzt einen 2schichtigen Aufbau mit einer gut entwickelten Ring- und einer äußeren Längsmuskelschicht. Diese tritt kranial in Form isolierter, feiner Bündel auf, welche sich gegen das Schaltstück hin zu einer kompakten Schicht zusammenschließen.

Das Schaltstück ist histologisch nicht scharf vom Drüsenstück abzugrenzen. Auf die caudalsten zusammengesetzten Drüsen, welche bereits einen einfacheren Aufbau zeigen, folgen Schlauchdrüsen, deren Tubulusgrund immer noch PGZ enthält; bei den mikroskopisch untersuchten Vertretern der Loricinae und bei *Loriculus vernalis* lassen sich die PGZ sogar bis fast zum Muskelmagen hin nachweisen. Bei den übrigen Formen werden die Schlauchdrüsen bald rein mucös, und es setzt die Sekretion einer vorerst noch dünnen, aber am geschichteten Aufbau deutlich zu erkennenden Koilinschicht ein. Die im Schaltstück intensivere Anfärbung durch Alcianfarbstoffe läßt vermuten, daß die Sekretschicht einen gegenüber dem Muskelmagen erhöhten Schleimanteil aufweist. Bei Körnerfressern mit dicker Koilinschicht sind die Schlauchdrüsen in der Nähe des Muskelmagens basal leicht verzweigt. Die Lamina propria bildet Längsfalten, und alle 3 Muskelschichten sind kräftig ausgebildet, was mit der erhöhten Dehnungsfähigkeit des Schaltstücks zusammenhängt.

3.3.4. Feinbau und Gefäßversorgung der zusammengesetzten Drüsen (ZD)

Die ZD der Papageien sind stets unilobulär. In ihrem Halsteil, der 50 bis 80% der Drüsenhöhe einnimmt, verläuft ein Zentralkanal, über welchen die Sekrete ins Magencorpus abgeleitet werden. Bei Arten mit basal breiten Drüsen zweigt sich sein basales Ende etwas auf. Die epitheliale Auskleidung des Zentralkanals besteht aus mucösen, hochprismatischen Zellen, deren Sekret sich bald wie das der oberflächlichen Schlauchdrüsen intensiv mit Alciangelb färbt, bald ungefärbt oder nur schwach gefärbt bleibt. Mitunter lassen sich Unterschiede zwischen den einzelnen Drüsen im selben Schnitt feststellen. Jede Drüse ist nach außen von einer dünnen Bindegewebe kapsel begrenzt. Der Drüsenkörper wird durch von der Kapsel nach innen ragende Septen in zahlreiche Drüsentubuli aufgeteilt. Die einen einzelnen Tubulus begrenzenden Hauptsepten reichen bis an den Zentralkanal, während je kürzere Septen 2., 3. und 4. Ordnung den Tubulus gegen die Kapselwand zu weiter unterteilen, ohne den Zentralkanal zu erreichen. Im Halsbereich sind die Septen radiär gegen den Zentralkanal gerichtet (Radiärsepten), bei einigen Arten genau senkrecht, bei andern etwas schräg gegen die Mündung zu; am Drüsengrund sind sie gegen das Ende des Zentralkanals konvergierend angeordnet (Basalsepten). Das gesamte innere Wandsystem des Drüsenkörpers ist besetzt mit polygonalen Zellen (PGZ), welche Salzsäure und Pepsinogen produzieren. Diese Verhältnisse gelten für die hochprismatischen großen ZD; bei kleineren, eher kugeligem oder eiförmigen Drüsen ist anstelle eines Zentralkanals nur eine seichte Einbuchtung des Oberflächenepithels vorhanden, gegen welche alle Septen konvergieren.

Eine Besonderheit der Loricinae sind zusätzliche, bedeutend dickere Radiärsepten im Halsbereich. Diese sind auch äußerlich zu erkennen, da die Kapselwand an deren Ansatzstelle deutlich eingeschnürt erscheint (Abb. 3d). Diesen zusätzlichen Septen

können wiederum dünne Septen aufsitzen, welche dann nicht genau radiär gegen den Zentralkanal verlaufen (Tabelle 3, zusätzliche Radiärsepten).

Den Septen kommt neben ihrer Funktion als oberflächenvergrößernde Strukturen eine entscheidende Bedeutung als Träger der Blutversorgung zu. Arterien führen von außen an die Basis der Drüsen heran; abgehende Äste steigen dann zwischen den ZD, vor allem in den Zwickeln zwischen den Drüsen (FEDER 1969), hoch. An Hand der mikroskopischen Präparate läßt sich folgende Gefäßversorgung rekonstruieren: Das Blut gelangt über Gefäße in der Kapselwand zu den Septen und fließt durch das Kapillarsystem in den Septen durch den Drüsenkörper. In den Hauptsepten wird es in Venulen wieder gesammelt und in einen zentralen Venenplexus, der den Zentralkanal rings umgibt, geleitet. In Querschnittserien durch einzelne ZD sind schließlich in der apicalen Kapselwand die Venen zu erkennen, durch welche das Blut an die Drüsenoberfläche und von dort über Venen zwischen den ZD wieder zur Basis geleitet wird. Die zusätzlichen Radiärsepten der Loriinae führen stets Venen, welche vom zentralen Venenplexus durch die Kapselwand zu den absteigenden Venen führen. Da die Loriinae zu den Formen mit den höchsten ZD gehören, dürfte die Funktion der zusätzlichen Radiärsepten und ihrer Venen in einer zusätzlichen Entsorgung des Venenplexus liegen.

3.3.5. Quantitativer Vergleich

Am Drüsenmagen wurden folgende Maße genommen:

- Länge des gesamten Drüsenmagens, vom ersten Auftreten der zusammengesetzten Drüsen bis zur Einmündung in den Muskelmagen.
- Länge des Drüsenstücks (D), vom Beginn des Drüsenmagens bis zu den caudalsten zusammengesetzten Drüsen.
- Länge des Schaltstücks (S), errechnet als Differenz von Drüsenmagenlänge minus Drüsenstück; eine Überschneidung der beiden Bereiche, wie sie im Falle einer Trennung der Drüsenfelder auftritt, wurde nicht berücksichtigt.
- Höhe (HZD) und Breite (BZD) der zusammengesetzten Drüsen, im Bereich der maximalen Dicke des Drüsenlagers ermittelt. Die Breite wurde an der Drüsenbasis gemessen. Für beide Größen wurde je ein Mittelwert aus mindestens 5 Drüsen pro Individuum errechnet.
- Aus den so erhaltenen Werten wurden der Schaltstückindex S/D und der Drüsenindex BZD/HZD gebildet.

An mikroskopischen Präparaten wurde die Länge des Zentralkanals, relativ zur ebenfalls mikroskopisch ermittelten Drüsenhöhe, sowie die mittlere Länge der Basal- und Radiärsepten bestimmt. Für diese Meßwerte ist eine Transformation durch die Gewichtslänge nicht sinnvoll, da sie praktisch unabhängig von der Körpergröße variieren.

Die Gruppenmittelwerte von Drüsenstück, Schaltstück und Drüsenhöhe sind in Abb. 4 wiedergegeben. Charakteristisch für die Loriinae ist ein sehr stark verlängertes Schaltstück, welches in der Regel die Länge des Drüsenstückes erreicht oder um Weniges übertrifft. Der mittlere Schaltstückindex liegt um 1,0, der Überschneidungsbereich mit anderen Gruppen ist gering. Die Minima werden durch die Gattungen *Eos* (0,62 bzw. 0,70) und *Neopsittacus* (0,46 bzw. 0,60) gebildet, welche ein für Loriinae kurzes Schaltstück besitzen. *Loriculus*, obwohl in bezug auf Länge des Drüsenstückes und Drüsenhöhe sehr ähnlich wie die Loriinae, zeigt kein verlängertes Schaltstück. Für die extrem große Variationsbreite in der *Electus*-Gruppe ist *Electus roratus* mit einem Schaltstückindex von 0,78 verantwortlich. Zwischen der Länge des Drüsenstückes und der Drüsenhöhe zeigt sich ein deutlicher Zusammenhang: für die Gruppenmittelwerte ergibt sich eine signifikante negative Rangkorrelation ($\rho = -0,768$, $p \leq 0,002$); einzig *Nestor*, welcher in beiden Meßwerten das Maximum erreicht, bildet eine Ausnahme.

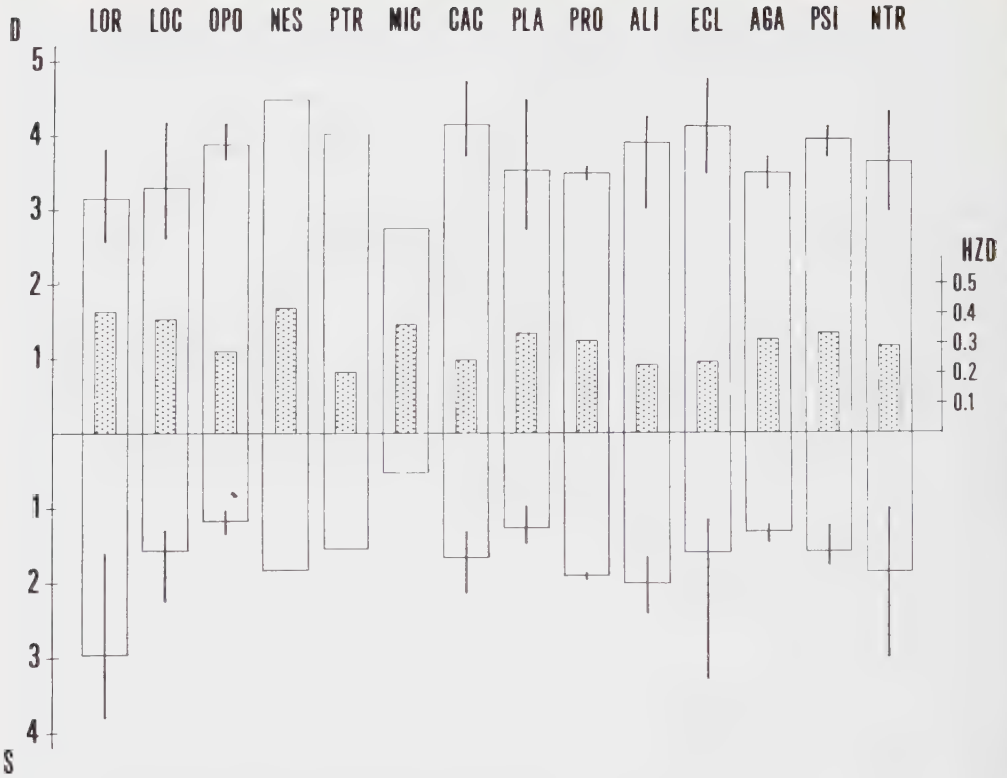


Abb. 4. Drüsenmagen, quantitativer Vergleich.

Mittelwerte der Gruppen, transformierte Millimeterwerte. D: Säulenhöhe: Länge des Drüsenstücks, mit Variationsbreite. HZD: Punktierte Säulen: Höhe der zusammengesetzten Drüsen. S: Säulenhöhe: Länge des Schaltstücks, mit Variationsbreite.

Eine Beziehung zwischen der Größe der zusammengesetzten Drüsen und der Körpergröße ist nur innerhalb von Gattungen oder nahe verwandten Gattungsgruppen zu erkennen. Der Vergleich der absoluten Masse macht deutlich, daß die großen Arten nicht unbedingt auch größere Drüsen haben (Tabelle 4). Nektarfresser haben höhere Drüsen als Körnerfresser, der Drüsenindex liegt um 0.35. Unter den Körnerfressern zeichnen sich die *Platyercinae* und die *Agapornis*-Arten durch höhere Drüsen aus (Abb. 4, 5); die *Cyanorhamphus*-Arten und *Eunymphicus* haben besonders hohe, schmale Drüsen (Index 0.3 bis 0.4). Die höchsten Werte der *Eclectus*-Gruppe finden sich bei *Psittinus cyanurus*, dessen Drüsenmasse im Bereich der *Platyercinae* und der *Psittacus*-Gruppe liegen (Tab. 4). Bei den *Agapornis*-Arten tritt zu der Verlängerung der Drüsen eine auffällige Verbreiterung hinzu. Bei den neotropischen Formen ist die in anderen Merkmalen erkennbare Heterogenität der neotropischen Formen auch in den Dimensionen der zusammengesetzten Drüsen feststellbar.

Abb. 6. Muskelmagen.

Muskulatur und Koilinstruktur am aufgeschnittenen Organ (halbschematisch). N: Nektarfresser-Typ. K: Körnerfresser-Typ. EK: extremer Körnerfresser-Typ.

Tabelle 4. Drüsenmagen, absolute Masse der zusammengesetzten Drüsen ausgewählter Arten

Art	Gewicht in g	HZD in mm	BZD in mm	Drüsen- index
<i>Chalcopsitta cardinalis</i>	165	2,7	0,8	0,30
<i>Charmosyna papou</i>	70	2,3	0,8	0,35
<i>Charmosyna placensis</i>	35	1,7	0,6	0,35
<i>Nestor notabilis</i>	790	3,9	1,0	0,26
<i>Micropsitta finschii</i>	16	0,95	0,5	0,53
<i>Psittirichas fulgidus</i>	595	1,5—1,9	0,4	0,27—0,21
<i>Cyanorhamphus auriceps</i>	44	1,4—1,7	0,55	0,39—0,32
<i>Barnardius zonarius</i>	140	1,4—1,55	0,7	0,45—0,50
<i>Eunymphicus c. cornutus</i>	105	2,0	0,6	0,30
<i>Alisterus chloropterus</i>	125	1,2	0,6	0,50
<i>Eclectus roratus</i>	350	0,95—1,1	0,8	0,84—0,73
<i>Geoffroyus geoffroyi</i>	80	0,9	0,45	0,50
<i>Geoffroyus heteroclitus</i>	85	0,9	0,45	0,50
<i>Psittinus cyanurus</i>	62	1,4—1,7	0,6	0,35—0,43
<i>Anodorhynchus hyacinthinus</i>	1300	1,7	0,9	0,53
<i>Ara chloroptera</i>	1150	3,0	0,95	0,32
<i>Forpus passerinus</i>	23	0,8—0,9	0,45	0,50—0,56
<i>Hapalopsittaca melanotis</i>	110	1,0	0,5	0,50
<i>Pionites leucogaster</i>	124	1,8	0,7	0,39

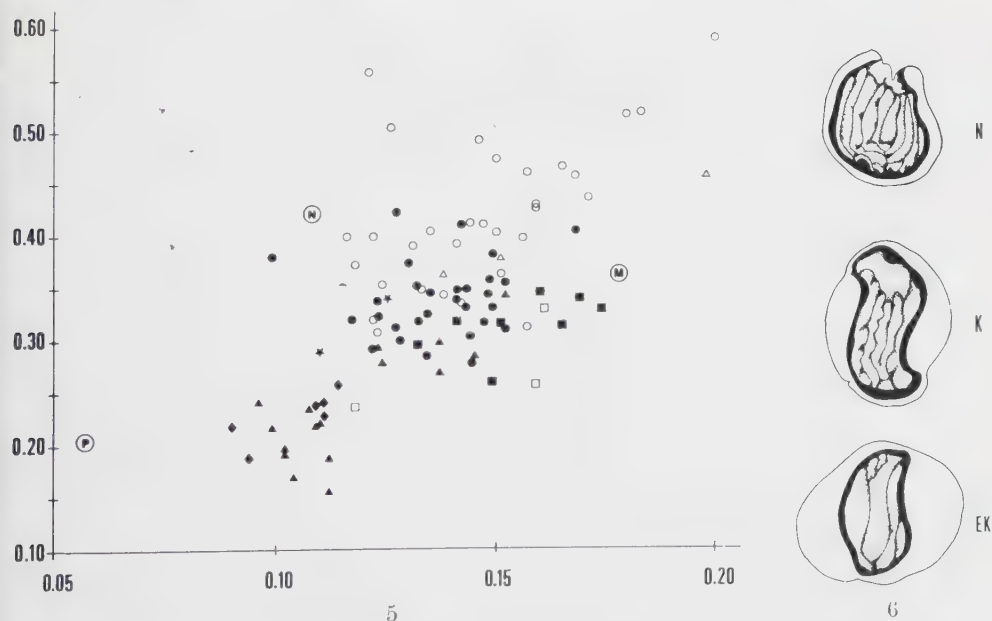


Abb. 5. Drüsenmagen: Höhe und Breite der zusammengesetzten Drüsen. Abszisse: Drüsenbreite BZD. Ordinate: Drüsenhöhe HZD. Artmittelwerte, transformierte Millimeterwerte.
 (N) *Nestor*, (P) *Psittirichas*, (M) *Micropsitta*, (○) *Loriinae*, (△) *Loriculus*, (□) *Opopsitta*-Gruppe, (●) *Platyercinae*, (*) *Prosopeia*, (◆) *Alisterus*-Gruppe, (▲) *Eclectus*-Gruppe, (■) *Agapornis*.

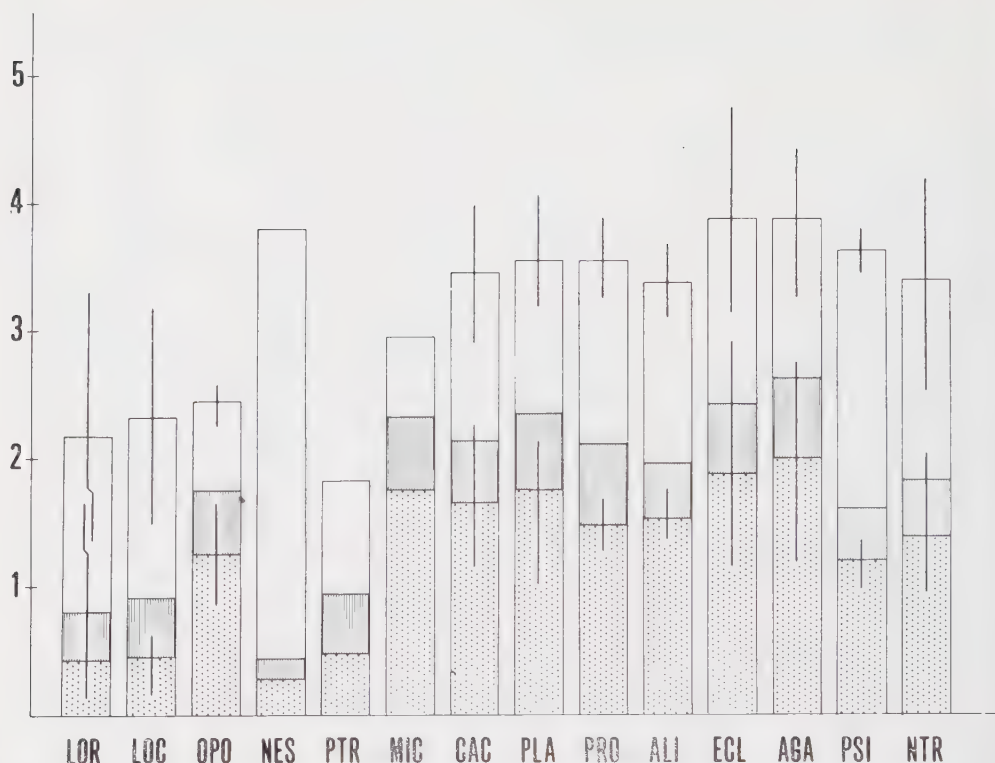


Abb. 7. Muskelmagen: Quantitativer Vergleich.

Mittelwerte der Gruppen, transformierte Millimeterwerte. Säulenhöhe: Große Muskelhöhe, mit Variationsbreite. Strichraster: Koilinschicht und Drüsenlager. Weiß: Lumenbreite. Punktraster: Hauptmuskeldicke, mit Variationsbreite.

3.3.6. Diskussion

Die Existenz von Schlauchdrüsen im Drüsenteil ist von verschiedenen Autoren angezweifelt worden (Hodges 1974, bei *Gallus*; Joos 1941, bei *Melopsittacus*). In Serienschritten senkrecht zur Längsachse der zusammengesetzten Drüsen und mit Hilfe des REM ist dieser Drüsentyp jedoch eindeutig nachzuweisen (Abb. 3b). Polygonale Zellen in den Schlauchdrüsen waren bei Papageien bisher nicht bekannt, doch beschrieben SCHREINER (1900) und SWENANDER (1901) ein Vorkommen dieses Zelltyps in den Schlauchdrüsen der Laro-Limicolae, Gaviae und Tubinares. Beide Autoren haben die Vermutung geäußert, daß zwischen Schlauchdrüsen und zusammengesetzten Drüsen kein prinzipieller Unterschied bestehe. Tatsächlich kann man sich die zusammengesetzten Drüsen als Ausstülpungen eines gemischtzelligen Schlauchdrüsenepithels, wie es bei Papageien im kranialen Schaltstückbereich auftritt, gegen die Drüsenmangenwand entstanden denken, mit einer nachträglichen Aufzweigung und Verlängerung der die PGZ enthaltenden Endstücke. Eine solche Einsenkung des Drüsenepithels in die Lamina propria, allerdings mit erst nachfolgender Differenzierung der PGZ, ist in der Ontogenese von *Melopsittacus* nachgewiesen worden (Joos 1941).

Die Unterschiede in Form und Größe der zusammengesetzten Drüsen zwischen verschiedenen Vogelordnungen sind von SWENANDER (1901) ausführlich diskutiert worden. SWENANDER neigt dazu, in erster Linie die verwandtschaftlichen Beziehungen für die Ähnlichkeiten im Drüsenbau verantwortlich zu machen. Seine Einteilung der Vögel in Formen mit animalischer, vegetabilischer bzw. gemischter Nahrung ist jedoch zu grob, als daß sie zu einer Klärung der Zusammenhänge zwischen Diät und Drüsenform hätte führen können. Bei Papageien ist der Einfluß der Ernährungsweise auf die Größe und Form der Drüsen nicht zu übersehen. Praktisch alle Angehörigen dieser Vogelordnung sind Pflanzenfresser, doch bestehen hinsichtlich der chemischen Zusammensetzung der Nahrung große Unterschiede. Die Nahrung der Nektarfresser enthält einen hohen Anteil an Proteinen in Form von Pollen (CHURCHILL und CHRISTENSEN 1970). Bei diesen Arten ist ein erhöhter Bedarf an Pepsin und damit eine Vermehrung des PGZ enthaltenden Gewebes zu erwarten.

Eine Erhöhung der Pepsinogenproduktion läßt sich durch verschiedene strukturelle Anpassungen erreichen:

- durch Ausbildung eines langen Drüsenstücks (Abb. 4),
- durch Verdickung des Drüsenlagers durch Verlängerung der zusammengesetzten Drüsen oder deren mehrschichtige Anordnung (Abb. 4, Tabelle 3),
- durch Vergrößerung des Querschnitts der zusammengesetzten Drüsen (Abb. 5),
- durch PGZ-Besatz in den Schlauchdrüsen, oder sogar in den Schlauchdrüsen des Schaltstücks.

Neben der chemischen Zusammensetzung der Nahrung ist die Partikelgröße von entscheidender Bedeutung. Der Drüsenmagen ist in seinem Drüsenteil nur sehr wenig dehnungsfähig. Auch wo das Drüsenlager eine oberflächliche Faltung aufweist, wird die Dehnbarkeit nicht erhöht, da im Gegensatz etwa zu den Greifvögeln (SWENANDER 1901) die darunterliegenden Gewebeschichten an der Faltung nicht beteiligt sind. Eine Verdickung des Drüsenlagers ist somit nur verbunden mit einer gleichzeitigen Verkleinerung des Lumens oder aber einer Erweiterung des äußeren Drüsenmagen-Umfangs zu erreichen. Bei Nektarfressern mit vorwiegend flüssiger Nahrung und bei Körnerfressern, die sich praktisch ausschließlich von kleinen Gramineensamen ernähren, sind die Voraussetzungen für eine Verdickung des Drüsenlagers auf Kosten des Lumens gegeben. Dagegen sind Formen, welche größere Fruchtstücke oder Samenfragmente verschlucken, gezwungen, das Lumen weit geöffnet zu erhalten.

In diesem Zusammenhang wird auch die beobachtete Neigung der Längsachse der zusammengesetzten Drüsen gegen caudal interessant, welche in erster Linie einen verbesserten Abfluß der Sekrete gewährleistet; gleichzeitig ergibt sich dadurch eine Verlängerung der Drüsen um den Faktor $1/\cos \alpha$ des Neigungswinkels, ohne daß das Drüsenlager selbst an Mächtigkeit zunimmt. Schon bei einer Neigung um 30° ergibt sich eine Verlängerung um den Faktor 1,15, bei einem Winkel von 45° , wie er im Gipfelbereich der Drüsenfelder der Loriinae festzustellen ist, sogar um 1,41.

Eine Verbreiterung des Durchmessers der zusammengesetzten Drüsen wirkt sich ebenfalls positiv in Richtung einer Vermehrung des PGZ-enthaltenden Gewebes aus. Anders

als bei einer Vermehrung der Drüsenanzahl geht kein Volumen auf Kosten zusätzlicher Bindegewebekapseln oder Ausführungsgänge verloren, und das Volumen der Einzeldrüse, in grober Annäherung als Zylinder berechnet, nimmt im Quadrat mit dem Radius zu. Damit ist eine Verlängerung der Radiärsepten verbunden, in deren Gefäßen die Durchblutung gewährleistet bleiben muß. Die bei *Agapornis* in mikroskopischen Schnitten stets auffällige Durchblutung, erkennbar an größeren Gefäßen und zahlreicher darin zu beobachtenden Erythrocyten, könnte ein Hinweis auf eine Erweiterung der Gefäße im Septensystem sein; allerdings wäre der Beweis durch eine elektronenmikroskopische und morphometrische Analyse noch zu erbringen.

Die unterschiedliche Differenzierung der zusammengesetzten Drüsen darf bei Papageien als Folge der Ernährungsspezialisierung interpretiert werden. Allerdings sind nicht alle Arten in der Lage, hohe, komplizierter strukturierte Drüsen auszubilden, auch wenn die Ernährungsweise es zuließe, wie ein Vergleich zwischen im selben Biotop vorkommenden Arten mit derselben Lebensweise, aber aus verschiedenen Verwandtschaftsgruppen, zeigt (Beispiel: *Polytelis alexandrae* und die im entsprechenden Gebiet lebenden *Platyercinae*). Die gruppentypischen Unterschiede scheinen heute weitgehend stabil zu sein; unter den Loriinae behalten auch die sich zu einem großen Teil von Sämereien ernährenden Arten die typische Drüsenform bei.

Die Ausbildung von Drüsenfeldern, wie sie am extremsten innerhalb der Loriinae auftritt, ermöglicht in erster Linie eine Ausfüllung des Magenumens durch sezernierendes Gewebe. STEINBACHER (1934), der diese Strukturen erstmals bei Papageien beschrieben hat, deutet sie als Anpassungen zur Erhöhung der Dehnungsfähigkeit des Drüsenmagens. Diese wird allerdings nur dort erreicht, wo die Drüsenfelder durch drüsenfreie Zwischenzonen getrennt sind. Dagegen hat STEINBACHER (1934, 1935) die Funktion des Schaltstücks richtig erkannt. Es handelt sich um einen Speicherraum, in welchem die sauren Peptidasen (Pepsin) auf die Nahrung einwirken können; die starke Ausbildung der Muskulatur geht einher mit einer gegenüber dem Drüsenteil erhöhten Dehnbarkeit. Bei einer Ernährung durch Pollen, die keines mechanischen Aufschlusses im Magen mehr bedürfen, ist ein langes Schaltstück vorteilhaft (Loriinae); bei *Micropsitta* dagegen muß die Nahrung, falls sie wirklich aus Termiten besteht, vor der chemischen Aufschließung mechanisch zerkleinert werden, was die extrem kurze Ausbildung dieses Magenabschnitts erklärt (STEINBACHER 1935). Unter den nektarfressenden Formen tritt eine Schaltstückverlängerung nur bei den Loriinae auf; weder die *Loriculus*-Arten noch *Lathamus* zeigen diese Anpassung an Pollennahrung.

Das Vorkommen von polygonalen Zellen in den Schlauchdrüsen des Schaltstücks und die bei praktisch allen Arten (ausg. Loriinae und *Loriculus*) zu beobachtende Sekretion von Koilin macht eine histologische Unterscheidung der beiden Abschnitte des Drüsenmagens und des Muskelmagens fraglich. Schon SWENANDER (1901) hat mit Nachdruck darauf hingewiesen, daß sich die Schlauchdrüsen von denen des Muskelmagens nicht unterscheiden; ihre Fähigkeit zur Koilinbildung stützt diese Ansicht. Allerdings müßte durch elektronenoptische Untersuchungen die Identität der Zelltypen des Schaltstücks mit denen des Muskelmagens bewiesen werden.

3.4. Muskelmagen

3.4.1. Grobmorphologie

Der Muskelmagen (Ventriculus) dient der mechanischen Zerkleinerung der Nahrung und zeigt deshalb je nach der Art der Ernährung beträchtliche Unterschiede in Größe und Form. Bei Körnerfressern sind 2 kräftig entwickelte Hauptmuskeln (*Musculus crassus cranioventralis*, *M. crassus caudodorsalis*) und 2 kleinere Nebennuskeln (*M. tenuis craniodorsalis*, *M. tenuis caudoventralis*) zu erkennen (Abb. 6, Typ K). Der caudoventrale Nebenn Muskel umschließt eine Aussackung des Lumens, den *Saccus ventralis*. Bei extremen Körnerfressern sind die beiden Hauptmuskeln besonders kräftig entwickelt (Abb. 6, Typ EK). *Psittichas* und die Vertreter der *Opopsitta*-Gruppe haben einen schmalen, hohen Magen mit nur wenig entwickelten Hauptmuskeln. Bei Nektarfressern ist der Muskelmagen mehr oder weniger stark reduziert. Bei extremen Nektarspezialisten wie *Charmosyna*, *Glossopsitta*, *Phigys* und *Vini* ist er ein äußerlich kaum mehr strukturierter Sack, dessen Muskelschichten oft dünner als die Koilinschicht sind; die Haupt- und Nebennuskeln lassen sich jedoch an Hand des Faserverlaufs im Mikroskop noch erkennen (Abb. 6, Typ N). Der Magen von *Nestor* ist ein weiter Sack mit nur dünner Muskulatur, der im Isthmusbereich, der Übergangszone zwischen Drüsen- und Muskelmagen, kaum eingeschnürt ist. Äußerlich zeigt er eine auffallende Ähnlichkeit mit dem Magen von Greifvögeln (Falcones).

Das Magenlumen wird durch die Koilinschicht (*Cuticula gastrica*) ausgekleidet. Die innere Wand bildet bei Körnerfressern längs verlaufende Wülste, bei Typ K meist deren 8 bis 12. Beim Typ EK sind in der Regel nur 3 bis 6 Wülste vorhanden, die jedoch deutlich breiter sind und sich über den Hauptmuskeln als Reibplatten gegenüberstehen. Die Loriinae und *Loriculus* zeigen dagegen eine Vielzahl von Leisten (12–22), welche mehr oder weniger konzentrisch um die Sehnenplatten (*Centra tendinea*) angeordnet sind. Muskeldicke, Magenform und Struktur der Wülste stehen miteinander in Beziehung. Innerhalb der Diätgruppen kommen Ausnahmen mit anders strukturiertem Magen vor (Tabelle 5).

Bei allen Arten ist ein Pylorus (*Pars pylorica*) ausgebildet, der jedoch nur bei größeren Formen äußerlich vom Duodenalabschnitt des Darmes abzugrenzen ist.

3.4.2. Mikroskopischer Bau

Trotz der großen Unterschiede in der äußeren Morphologie ist der Muskelmagen der Papageien in seiner Feinstruktur sehr einheitlich. Über den Muskelschichten und den Sehnenplatten liegt eine straffe Bindegewebeschicht, über deren Zugehörigkeit zur *Lamina propria* bzw. *Tela submucosa* die Meinungen geteilt sind (SWENANDER 1901; KING und McLELLAND 1979). Senkrecht darauf stehen zahlreiche feine bindegewebige Falten, welche mit hochprismatischen, bei einigen Arten an der Falten Spitze mit isoprismatischen Zellen bedeckt sind. Die Drüsentubuli (Gl. *ventriculares*), die durch diese Auffaltung der *Lamina propria* entstehen, sind bei Körnerfressern über den Hauptmuskeln und Sehnenplatten basal stark verzweigt; in Schnitten sind bis zu 10 Endstücke an einem Tubulus zu erkennen. Über den Nebennuskeln ist die Verzweigung weniger intensiv. Die Loriinae und *Loriculus* zeigen im ganzen Muskelmagen eine viel weniger

Tabelle 5. Muskelmagen, qualitative Merkmale

Magenform:

K unspezialisierter Körnerfressertyp (Abb. 6)

EK extremer Körnerfressertyp (Abb. 6)

N Nektarfressertyp (Abb. 6)

H Hoher, wenig muskulöser Magen

S Sackförmiger Magen

Struktur:

W Wülste

L Leisten

Anzahl:

Anzahl der Wülste oder Leisten

Reibplatten:

0 Columnae senkrecht

+ Columnae ca. 45 Grad abgewinkelt

++ Columnae stärker abgebogen oder horizontal

Gattung/Art	Form	Struktur	Anzahl	Reibplatten
<i>Chalcopsitta</i> sp.	N	L	16—20	0
<i>Charmosyna</i> sp.	N	L	14—18	0/+
<i>Eos</i> sp.	N	L	20—22	0/+
<i>Glossopsitta</i> sp.	N	L	20	0/+
<i>Lorius</i> sp.	N	L	20—22	0/+
<i>Neopsittacus musschenbroeckii</i>	EK	W	4	++
<i>N. pullicauda</i>	K	L	18	++
<i>Phigys solitarius</i>	N	L	16—20	0
<i>Pseudeos fuscata</i>	N	L	14	+
<i>Trichoglossus goldiei</i>	N	L	16—20	0
<i>Tr. h. haematodus</i>	K	L	14	++
<i>Tr. h. capistratus</i>	H	W	10	0
<i>Tr. h. massena</i>	N	L	16—20	0/+
<i>Tr. h. moluccanus</i>	N	L	16—24	+
<i>Trichoglossus iris</i>	K	W	6—10	+
<i>Trichoglossus johnstoniae</i>	H	W	8—12	+
<i>Trichoglossus ornatus</i>	H	L	16	0
<i>Trichoglossus versicolor</i>	N	L	14	0
<i>Vini australis</i>	N	L	14—18	0
<i>Loriculus</i> sp.	N	L	16—20	0/+
<i>Opopsitta diophthalma</i>	H	W	3—5	++
<i>Psittaculirostris desmarestii</i>	H	W	8	++
<i>Ps. salvadorii</i>	H	W	8—12	++
<i>Nestor notabilis</i>	S	L	24	++
<i>Psittichas fulgidus</i>	H	W	8—12	+
<i>Micropsitta finschii</i>	EK	W	4	++
<i>Cacatua</i> sp.	K	W	8—12	+/++
<i>Cacatua roseicapilla</i>	EK	W	8	++
<i>Cacatua sanguinea goffini</i>	EK	W	10	++
<i>Nymphicus hollandicus</i>	EK	W	4—6	++
<i>Probosciger aterrimus</i>	K	W	4	+
<i>Barnardius</i> sp.	EK	W	4—7	++

(Fortsetzung Tabelle 5)

Gattung/Art	Form	Struktur	Anzahl	Reibplatten
<i>Cyanorhamphus</i> sp.	EK	W	3— 6	++
<i>Eunymphicus cornutus</i> ssp.	EK	W	4— 8	++
<i>Lathamus discolor</i>	EK	W	8	+
<i>Melopsittacus undulatus</i>	EK	W	3— 4	+ r
<i>Neophema</i> sp.	EK	W	3— 4	++
<i>Neopsophotus bourkii</i>	EK	W	3— 4	++
<i>Platycercus adscitus</i>	K	W	5— 8	++
<i>Pl. caledonicus</i>	EK	W	4	++
<i>Pl. elegans elegans</i>	K	W	4— 6	+
<i>Pl. e. flaveolus</i>	EK	W	4	++
<i>Pl. eximius</i>	EK	W	4— 6	++
<i>Pl. icterotis</i>	K	W	5— 7	++
<i>Pl. venustus</i>	K	W	4— 6	+ / ++
<i>Psephotus chrysoterygius</i> ssp.	EK	W	3— 4	++
<i>Psephotus h. haematogaster</i>	EK	W	3— 5	+ / ++
<i>Ps. h. haematorrhous</i>	K	W	6— 8	+
<i>Ps. h. narethae</i>	EK	W	3— 4	++
<i>Psephotus haematonotus</i>	EK	W	4	+ r
<i>Psephotus varius</i>	EK	W	3— 4	++
<i>Purpureicephalus spurius</i>	K	W	4— 6	++
<i>Prosopeia</i> sp.	K	W	8—12	+ / ++
<i>Alisterus</i> sp.	K	W	8—14	+
<i>Aprosmictus erythropterus</i>	K	W	4— 8	++
<i>Aprosmictus jonquillaceus</i>	K	W	10—12	+ / ++
<i>Eclectus roratus</i>	K	W	8—12	+
<i>Geoffroyus</i> sp.	EK	W	6—10	+
<i>Polytelis alexandrae</i>	K	W	3— 5	++
<i>P. anthopeplus</i>	K	W	4	++
<i>P. swainsonii</i>	K	W	6	++
<i>Prioniturus</i> sp.	K	W	8—14	+
<i>Psittacula</i> sp.	K	W	5— 8	+ / ++
<i>Psittinus cyanurus</i>	K	W	6— 8	+
<i>Tanygnathus megalorynchos</i>	K	W	8—10	+
<i>Agapornis</i> sp.	EK	W	3—5	++
<i>Agapornis taranta</i>	K	W	6	++
<i>Poicephalus</i> sp.	K	W	4—6	++
<i>Psittacus erithacus</i>	K	W	6—12	++
<i>Amazona</i> sp.	K	W	8—12	+ / ++
<i>Anodorhynchus hyacinthinus</i>	K	W	6	+
<i>Ara</i> sp.	K	W	6— 8	+ +
<i>Aratinga guarouba</i>	K	W	12	+
<i>A. leucophthalmus</i>	K	W	6	+
<i>A. pertinax</i>	EK	W	3— 4	++
<i>A. solstitialis</i>	K	W	4— 6	++
<i>Brotogeris jugularis</i>	H	W	6— 8	+
<i>Enicognathus leptorhynchus</i>	K	W	3	++
<i>Forpus</i> sp.	EK	W	3— 4	++
<i>Hapalopsittaca melanotis</i>	K	W	12	+

(Fortsetzung Tabelle 5)

Gattung/Art	Form	Struktur	Anzahl	Reibplatten
<i>Pionites</i> sp.	K	W	4—6	+ / + +
<i>Pionopsitta pileata</i>	K	W	6—8	+
<i>Pionus</i> sp.	K/EK	W	8—12	+ / + +
<i>Pyrrhura molinae</i>	K	W	6—8	++
<i>Triclara matachitacea</i>	K	W	3	+ +

intensive Verzweigung der Drüsen. Die Tubuli sind unverzweigt, oder es sind maximal 3 bis 4 Endstücke pro Tubulus vorhanden.

In den Drüsentubuli wurzeln die Columnae verticales der Koilinschicht. Die Sekretion erfolgt in der basalen Region des Tubulus, wo die Columnae durch feine Sekretfäden mit den hochprismatischen Zellen in Verbindung stehen. Die Verzweigungen am Tubulusgrund haben eine vermehrte Sekretion von Columnae-Substanz zur Folge; die Columnae erreichen dadurch einen bis 5mal dickeren Durchmesser als die in nicht oder wenig verzweigten Tubuli sezernierten Columnae. Die Columnae stehen bei den meisten Loriinae und bei *Loriculus* im ganzen Magen, bei Körnerfressern wenigstens über den Nebemuskeln, senkrecht zur Oberfläche. Über den Hauptmuskeln und den Sehnenplatten der granivoren Formen sind die Columnae nach dem Austritt aus den Tubuli abgebogen; sie bilden einen spitzen Winkel oder liegen sogar fast parallel zur Oberfläche. Da sich die Matrix horizontalis der Koilinschicht stärker abnützt als die Columnae, ragen deren Spitzen bei senkrechter Stellung oder nur geringer Abknickung als Fransen, im andern Fall als Rillen aus der kompakten Schicht heraus.

Der Pylorusabschnitt entspricht im histologischen Aufbau den von *Melopsittacus* bekannten Verhältnissen (Joos 1941; FEDER 1969). Das Epithel besteht aus hochprismatischen Zellen ohne Stäbchensaum; Becherzellen sind nicht vorhanden. Bei großen Arten ist der unmittelbar auf das Ostium ventriculopyloricum folgende Abschnitt noch mit einer Koilinschicht, die von den Drüsen im Pylorus gebildet wird, bedeckt.

3.4.3. Quantitativer Vergleich

Am Muskelmagen wurden das Gewicht und 12 Längenmaße bestimmt, z. T. in Anlehnung an ZISWILER (1967). Die Meßwerte stehen jedoch in Abhängigkeit zueinander und lassen deshalb die Beschränkung auf den Vergleich einiger funktionell bedeutsamer Maße zu:

- Leergewicht des Muskelmagens, ohne die nicht immer deutlich abgrenzbare Pars pylorica; die Angabe erfolgt in Promille des Körpergewichtes.
- Magenhöhe (H): Abstand zwischen oberer und unterer Furche (Sulcus cranialis bzw. Sulcus caudalis).
- Große Muskelhöhe (GH): Maximale Ausdehnung des Magens entlang der Achse der Hauptmuskeln.
- Lumenbreite (LB): Lumendurchmesser auf der Geraden der großen Muskelhöhe.
- Lumenbreite incl. Koilin- und Drüsenschicht (LBiK), auf der Geraden der großen Muskelhöhe gemessen.

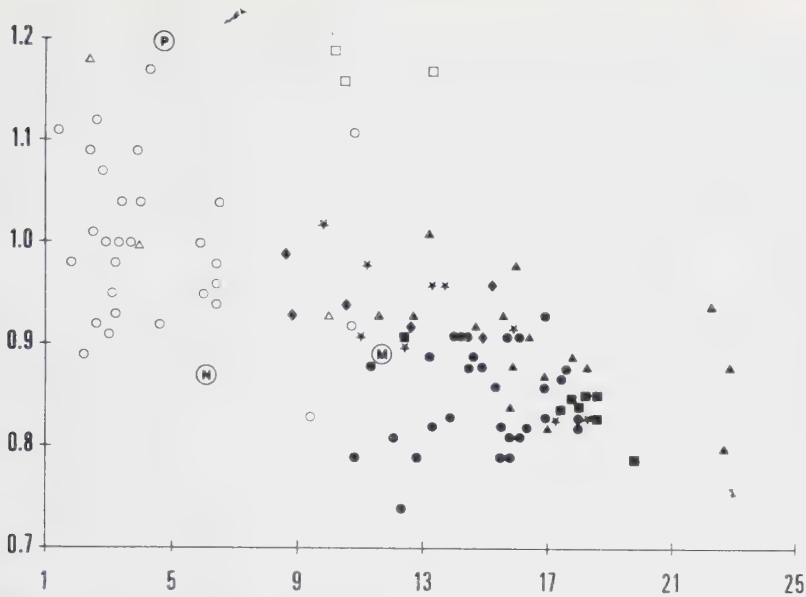


Abb. 8. Muskelmagen: Quantitativer Vergleich.

Abszisse: Magengewicht in Promille des Körpergewichts, Ordinate: Muskelhöhe-Index, Artmittelswerte. (N) *Nestor*, (P) *Psittichas*, (M) *Micropsitta*, (O) *Loriinae*, (Δ) *Loriculus*, (□) *Opopsitta*-Gruppe, (*) *Cacatuinae*, (●) *Platycercinae*, (◆) *Alisterus*-Gruppe, (▲) *Eclacus*-Gruppe, (■) *Agapornis*.

- Lumenhöhe (LH): Maximale Ausdehnung des Lumens in der Achse der Nebemuskeln.
- Hauptmuskeldicke (HMD): errechnet als Differenz zwischen GH und LBiK.
- Dicke der Koilinschicht (K): errechnet als Differenz zwischen LB und LBiK; dieser Wert schließt die Drüsenschicht mit ein.
- Muskelhöhe-Index berechnet als Verhältnis LH/GH.

Das Gewicht illustriert am besten die ungefähre Größe des Muskelmagens. Ein Vergleich der Magengewichte der altweltlichen Formen zeigt erwartungsgemäß geringere Magengewichte bei Nektarfressern (Abb. 8). Die außerhalb des gruppentypischen Bereiches liegenden Lorinae sind *Trichoglossus iris* und die beiden *Neopsittacus*-Arten, alles Formen, die sich zu einem erheblichen Teil von Körnern ernähren und auch in der Grobmorphologie des Magens Körnerfresser-Merkmale zeigen (Tabelle 5). *Loriculus galgulus* hat ebenfalls ein höheres Magengewicht als die beiden anderen untersuchten *Loriculus*-Arten, entsprechend einem höheren Samenanteil in der Nahrung (HOMBERGER 1980).

Hohe Magengewichte haben die *Platycercinae* und die *Agapornis*-Arten, mit Ausnahme von *Agapornis taranta*, die sich vorwiegend von Früchten und Beeren ernährt (FORSHAW 1973). Die Werte der *Cacatuinae* liegen weit gestreut (Abb. 8); die in den inneraustralischen Trockengebieten lebenden Formen (*Nymphicus*, *Cacatua roseicapilla*) haben höhere Magengewichte als die in tropischen Gebieten verbreiteten Arten. Die neotropischen Formen sind auch in diesem Merkmal heterogen: die Vertre-

ter von *Ara*, *Aratinga* und *Pionites* haben mit Werten von 5 bis 10 Promille des Körpergewichtes deutlich kleinere Magengewichte als die *Amazona*- und *Pionus*-Arten (12 bis 18 Promille).

Die Meßwerte der großen Muskelhöhe und der Anteile von Lumen, Koilinschicht und Muskulatur sind in Abb. 7 dargestellt. Die extreme Variationsbreite bei den Loriinae ist auf die vermehrt Körner fressenden Arten *Trichoglossus iris* und *Neopsittacus* sp. zurückzuführen.

3.4.4. Diskussion

Die mikroskopische Untersuchung zeigt, daß der kleine, wenig muskulöse Magen der nektarivoren Papageien durch Reduktion aus einem Körnerfressermagen entstanden sein muß; Haupt- und Nebemuskeln sind am Faserverlauf immer noch zu erkennen. Zudem läßt sich eine stufenweise Reduktionsreihe erkennen, von den eher granivoren Arten (*Trichoglossus iris*, *Neopsittacus* sp.) über die übrigen *Trichoglossus*-Arten zu extremen Nektarspezialisten, bei welchen der Muskelmagen kaum weiter ist als der Duodenalabschnitt des Darmes (z. B. *Glossopsitta pusilla*). Trotzdem sind alle Loriinae in der Lage, Körner zu verdauen, doch werden diese zuvor im Schnabel in feinste Fragmente zerbissen (HOMBERGER 1980).

Die Bildung der Koilinschicht ist in neuerer Zeit von mehreren Autoren untersucht worden (vgl. HODGES 1974; KING und McLELLAND 1979); auf die Abknickung der Columnae verticales wird jedoch nirgends eingegangen. Es ist nicht klar, ob durch die Tätigkeit des Magens die noch nicht völlig ausgehärteten Columnae abgebogen werden; die geringe Abknickung bei Nektarfressern mit schwach entwickeltem Magen und einer vermutlich geringen Magentätigkeit könnte ein Hinweis dafür sein. Allerdings liegen bei *Nestor*, mit einem schwach muskulösen, sackförmigen Magen, die Columnae praktisch parallel zur Oberfläche; bei dieser Art ist eine mechanische Verformung in diesem Maß kaum vorstellbar.

Bei Arten mit mächtig entwickelten Hauptmuskeln ist die große Muskelhöhe gegenüber der Magenlänge verlängert, der Muskelhöhe-Index weist Werte kleiner als 0,9 auf (Abb. 8). Ähnlich ist bei Hühnervögeln und Tauben, welche die Körner vor dem Verschlucken nicht mit dem Schnabel bearbeiten und deshalb über einen besonders leistungsfähigen Kaumagen verfügen müssen, die große Muskelhöhe deutlich größer als die Magenlänge (Haustauben: Muskelhöhe-Index um 0,65). Der Index erreicht bei den Platycerinae und den *Agapornis*-Arten, ausgenommen *Agapornis taranta*, die niedrigsten Werte. Unter den Cacatuinae unterscheiden sich die Wüstenformen deutlich von den tropischen Arten.

Die Lumenbreite zeigt kaum Unterschiede; einzig die *Opopsitta*-Gruppe weist eine geringe Breite auf, *Nestor* als Folge des sackförmigen Magens einen sehr hohen Wert. Dagegen bewirkt die größere Lumenhöhe bei den Cacatuinae, der *Alisterus*- und der *Eclectus*-Gruppe und den neotropischen Formen eine Vergrößerung des Lumenvolumens.

3.5. Darm

3.5.1. Grobmorphologie

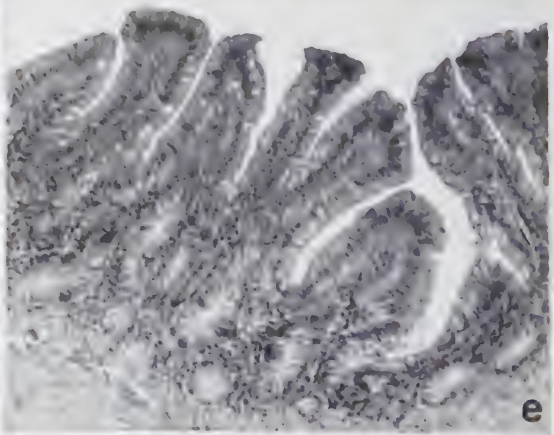
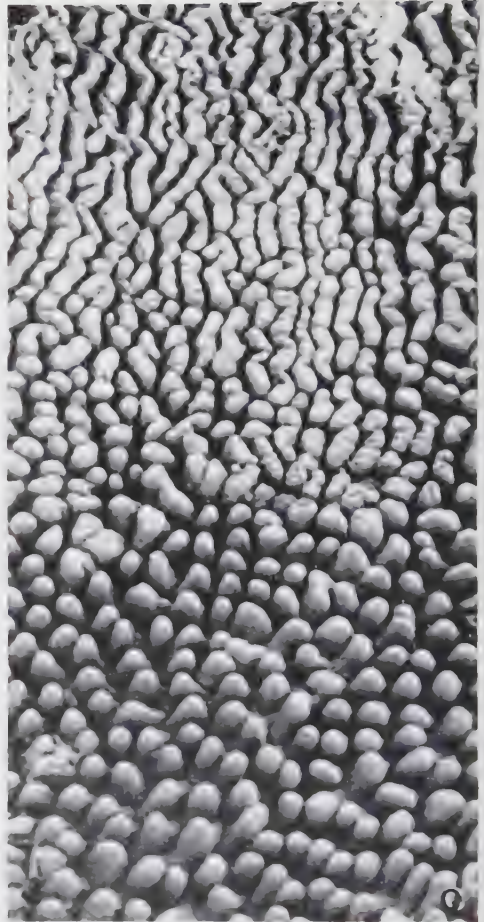
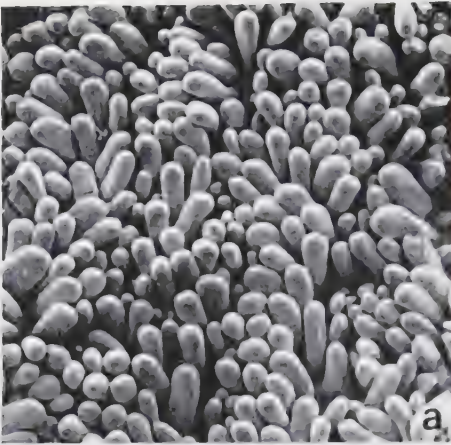
Der Darm (Intestinum) der Papageien läßt sich grobmorphologisch nicht weiter gliedern, da wegen des Fehlens von Blinddärmen ein Enddarm nicht scharf abzugrenzen ist. Der Anordnung der Darmschlingen liegt bei allen Arten dasselbe Muster mit 5 Schlingen zugrunde; die erste wird als Duodenalschlinge (*Ansa duodenalis*), die letzte als Supraduodenalschlinge (*Ansa supraduodenalis*) bezeichnet (MITCHELL 1896, 1901; Joos 1941). Bei Arten mit sehr langem Darm sind die Schlingen 3 und 4 stark verlängert, ferner können zwischen der 2. und der 5. Schlinge zusätzliche kleine Schlingen auftreten, oder es werden sekundäre Auffaltungen innerhalb der Schlingen gebildet. Zusätzliche Schlingen kommen gelegentlich auch bei Formen mit kurzem Darm vor, z. B. bei je einem Exemplar von *Vini australis* und *Lorius chlorocercus*.

Das Schleimhautrelief ist charakterisiert durch Zotten (*Villi intestinales*), welche in Zickzackreihen oder in versetzter Zickzackstellung angeordnet sind. Bei fast allen Arten geht das Zottenmuster im caudalen Darmbereich in Lamellen und Falten über, bei Körnerfressern in der Regel innerhalb der Supraduodenalschlinge, bei den Loriinae erst im Rectalbereich. Die Zotten sind dreieckförmig, bei *Loriculus* und bei den Vertretern der *Opopsitta*-Gruppe fingerförmig mit verbreiteter Basis. *Psittrichas* hat im ganzen Darm ausschließlich fingerförmige Zotten mit rundem Querschnitt (Abb. 9a). Die Zotten sind bei allen Arten im Duodenalabschnitt am höchsten. Gegen caudal werden sie niedriger und stumpfer; die Dreieckzotten nehmen meist eine rechteckige Form an. Der Übergang ins Lamellenmuster vollzieht sich durch Zusammenschluß von 2 oder mehr in einer Zickzack-Längsreihe aufeinanderfolgenden Zotten zu Lamellen. Diese werden im weiteren Verlauf des Darmes länger und gehen schließlich in Zickzack- oder Längsfalten über. Durch basale Querverbindungen zwischen den Falten können im Enddarmbereich Netzmuster angedeutet werden.

Im Enddarmbereich zeigt das Schleimhautrelief einige interessante Differenzierungen. Bei *Psittacus*, *Poicephalus* und vielen Vertretern der neotropischen Formen schließen sich parallele Falten zu Faltenbündeln zusammen, welche je einem gemeinsamen bindegewebigen Längswulst aufsitzen. An der Oberfläche trennen tiefe, enge Spalten die einzelnen Falten voneinander (Abb. 9d). Bei *Melopsittacus* und *Neopsephotus* löst sich das Faltenmuster etwa 15 mm vor der Kloake wieder in Lamellen und schließlich sogar in höckerförmige Zotten auf (Abb. 9c). Bei *Psittrichas* reichen die Zotten sogar bis in die Kloake hinein.

3.5.2. Mikroskopischer Bau

Der mikroskopische Bau des Darmes aller Papageien ist sehr ähnlich. Die Muskel- und Bindegewebsschichten sind in der für Vögel typischen Weise angeordnet und nur schwach ausgebildet. Auch die Krypten (*Glandulae intestinales*) sind unbedeutend entwickelt und von kugelig bis längsovaler Form. Sie enthalten sowohl Becherzellen wie Zellen mit Stäbchensaum, der jedoch weniger hoch ist als im Epithel der Zotten. Die Becherzellen nehmen in der caudalen Region an Dichte zu, doch sind auch im Enddarmbereich, bei *Psittrichas* sogar auf den Zotten in der Kloake, immer noch deutliche Micro-



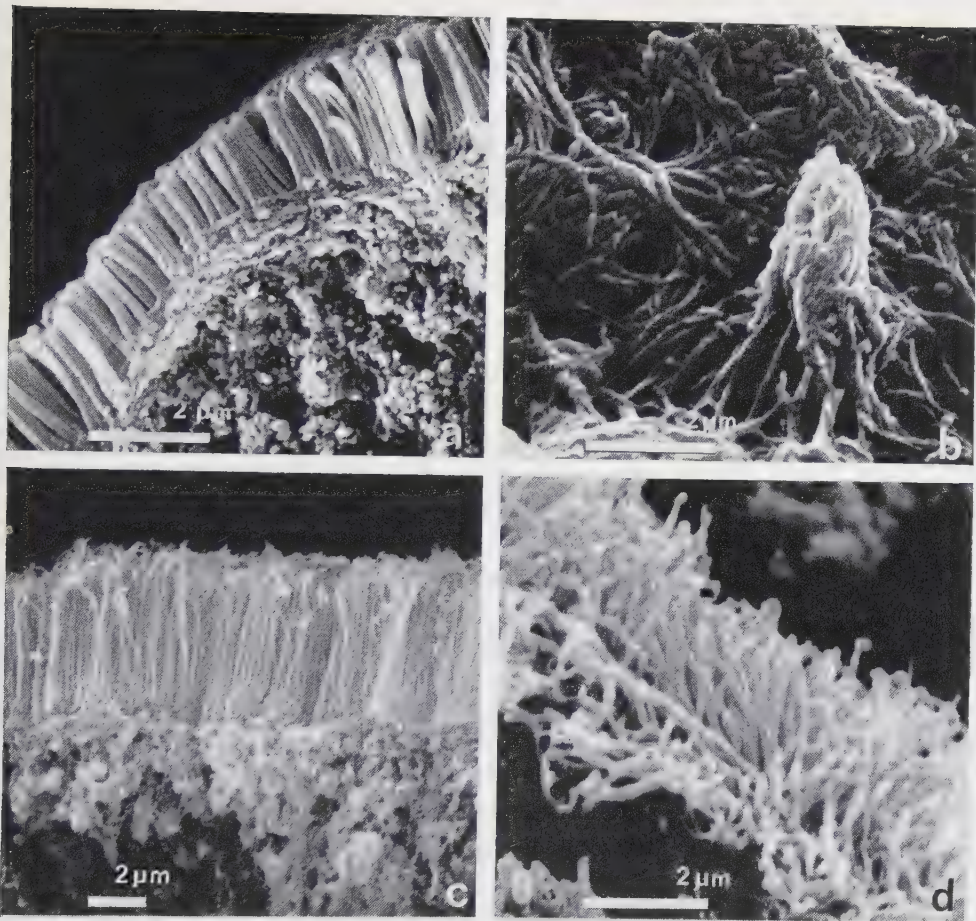


Abb. 10. Microvilli, REM-Aufnahmen (Maßstich: $2\mu\text{m}$).

- a) *Poicephalus senegalus*: Mittlerer Darmbereich. Präparation nach MALICK (1975), 7920 $\times$.
- b) *Psittichas fulgidus*: Duodenalbereich. 8480 $\times$.
- c) *Psittichas fulgidus*: Mittlerer Darmbereich. 3600 $\times$.
- d) *Lorius lory*: Duodenalabschnitt. 8170 $\times$.

Abb. 9. a) *Psittichas fulgidus*: Darm, Fingerzotten im mittleren Darmbereich. REM-Aufnahme, Präparation nach MALICK (1975), 15,5 $\times$.

b) *Psittacus erithacus*: Darmzotten, Bindegewebstroma (Epithel entfernt). REM-Aufnahme, Präparation nach MALICK (1975), 67,5 $\times$.

c) *Neopsephotus bourkii*: Enddarm. Auflösung der Falten in Zotten und Lamellen vor der Kloake. Caudal: unten. REM-Aufnahme, 33,75 $\times$.

d) *Poicephalus senegalus*: Faltenbündel im Enddarmbereich. REM-Aufnahme, 352,5 $\times$.

e) *Ara ambigua*: Faltenbündel im Enddarm. Querschnitt, H.-E.-Färbung, 101,3 $\times$.

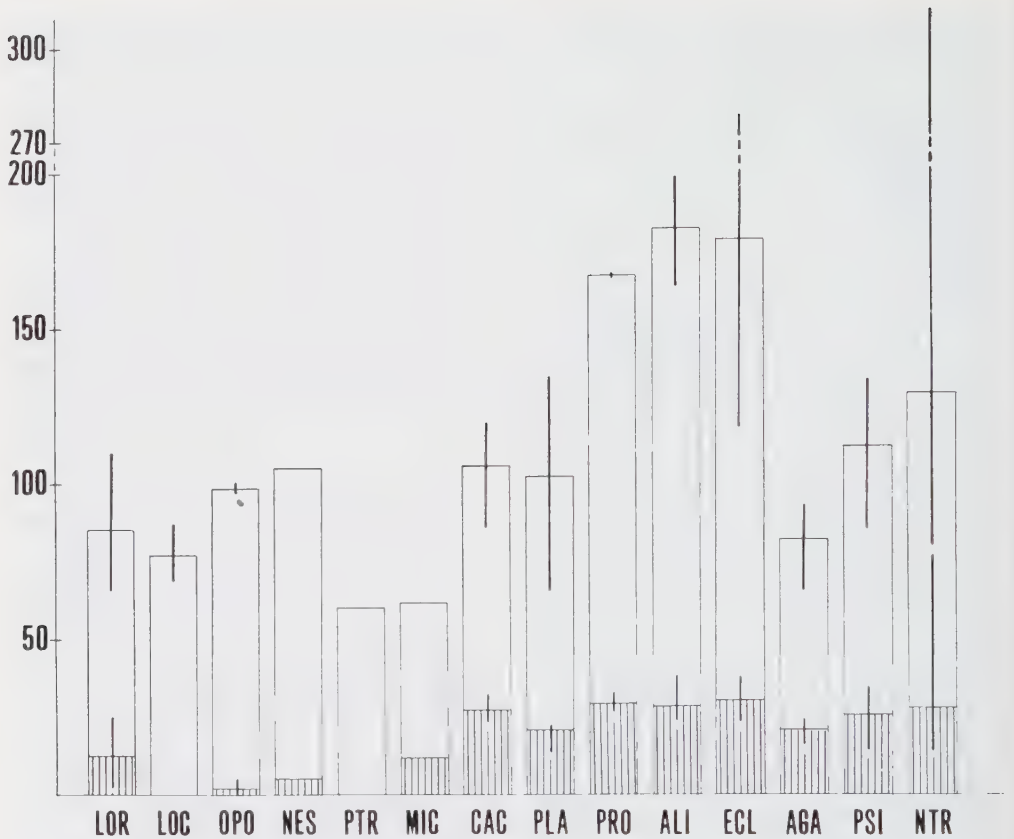


Abb. 11. Darm: Quantitativer Vergleich.

Gruppenmittelwerte und Variationsbreite, transformierte Millimeterwerte. Säulenhöhe: Darmlänge, Linienraster: mit Falten oder Lamellen besetzter Abschnitt.

villisäume zu erkennen. Der gemeinsame Bindegewebesockel der Faltenbündel im Enddarm wird durch die Lamina propria, die reichlich Lymphocyten enthält, gebildet. Es handelt sich bei diesem Faltenantyp trotz des komplexeren Aufbaues um *Plicae intestinales villosae*. Am Grund der von der Oberfläche sich einsenkenden Spalten münden Krypten, die tief in den Bindegewebewulst eindringen und fast ausschließlich Becherzellen enthalten, während das Epithel der darüberliegenden Falten mehrheitlich Zellen mit Stäbchensaum trägt (Abb. 9e).

Die Microvilli sind bei Körnerfressern kurz und stäbchenförmig (Abb. 10a), bei *Psitttrichas* und in geringerem Maße auch bei den Loriinae und bei *Loriculus* verlängert und stellenweise S-förmig gebogen (Abb. 10b, c, d).

3.5.3. Quantitativer Vergleich

Für Vergleiche wurden folgende Meßwerte ermittelt:

- die Länge des Darmes vom Muskelmagen, einschließlich des nicht immer deutlich erkennbaren Pylorusabschnittes, bis zum Beginn der Kloake

- die Länge des Lamellen oder Falten tragenden caudalen Darmbereiches, am aufgeschnittenen Organ von der Kloake nach kranial gemessen
- der Darmumfang im Duodenalbereich und in der caudalen Region. Dazu wurde vor der Biegung der Duodenalschlinge (D_d) und am Beginn der Supraduodenalschlinge (D_s) je ein Darmstück entnommen, längs aufgeschnitten, ohne Dehnung ausgenadelt und bei Lupenvergrößerung gemessen. Aus den beiden Umfängen wurde der Darmweiten-Index D_s/D_d berechnet.

Im Mikroskop wurde die Höhe des Stäbchensaumes in verschiedenen Abschnitten des Darmes bestimmt; bei mehreren Arten konnte die Länge der Microvilli an REM-Photos gemessen werden (Tabelle 7). Da der Erhaltungszustand des Darmepithels nicht in allen Regionen genügend war und bei REM-Aufnahmen nicht überall günstige Bruchkanten abgebildet waren, ließ sich die Microvilli-Länge nicht in allen Fällen bestimmen. Zu Vergleichszwecken wurde mit denselben Meßverfahren die Microvilli-Länge von Haustaube, Haushuhn und einigen Säugetieren bestimmt.

Die Darmlänge zeigt innerhalb der Papageien enorme Unterschiede. Nektarfresser, Weichfresser, aber auch extreme Körnerfresser (*Agapornis*, *Platyercinae*) haben kürzere Därme als die übrigen Formen (Abb. 11).

Noch auffälliger werden die Unterschiede bei einem Vergleich der absoluten Werte, v. a. zwischen Formen von ähnlicher Körpergröße (Tabelle 6). Die sehr hohe Variationsbreite in der *Eclectus*-Gruppe und bei den neotropischen Formen kommt dadurch zustande, daß je 2 Gattungsgruppen sich bezüglich der Darmlänge stark unterscheiden. Extrem lange Därme haben *Eclectus*, *Geoffroyus*, *Prioniturus* und *Tanygnathus*, wogegen *Psittacula* und *Psittinus* verhältnismäßig kurzdarmig sind. Bei den neotropischen Formen sind es die langdarmigen Gattungen *Amazona*, *Hapalopsittaca*, *Pionus* und *Triclaria*, bzw. *Ara*, *Aratinga*, *Anodorhynchus*, *Forpus*, *Pyrhura* und *Pionites*, deren relative Darmlänge im Variationsbereich der nektarfressenden Loriinae liegt. In beiden Gruppen ist jedoch keine deutliche zweigipflige Verteilung zu erkennen, da vermittelnde Zwischenformen auftreten.

Falten oder mindestens Lamellen sind im Enddarmbereich aller Papageien ausgebildet, ausgenommen bei *Psittichas*, bei den *Loriculus*-Arten und einzelnen Individuen der 3 Arten aus der *Opopsitta*-Gruppe. Im allgemeinen haben langdarmige Formen auch einen ausgedehnten faltentragenden caudalen Darmabschnitt (Abb. 11, Tabelle 6). Innerhalb der neotropischen Gruppe wird eine ähnliche Heterogenität wie in bezug auf die Darmlänge erkennbar. Der faltentragende Abschnitt von *Hapalopsittaca* erreicht dabei den Wert der gesamten Darmlänge der fast gleich großen *Aratinga solstitialis* (Tabelle 6).

Weitere Unterschiede zeigen sich im Darmumfang und im Grad der Verjüngung des Darmrohres, welcher aus dem Darmweiten-Index hervorgeht. Bei den Loriinae sowie bei *Loriculus*, der *Opopsitta*-Gruppe, *Nestor*, *Psittichas* und *Micropsitta* verengt sich der Darm nur wenig; der Index beträgt, mit wenigen Ausnahmen unter den Loriinae, stets 0,5 oder mehr (Abb. 12). Der Darm von *Psittichas* ist relativ weit und behält über seine ganze Länge beinahe denselben Umfang (Index 0,89). Unter den Körnerfressern haben die Cacatuinae und *Agapornis* einen signifikant höheren Index als die übrigen Gruppen. Für die Unterschiede im Darmweiten-Index ist in erster Linie der caudale Darmdurchmesser verantwortlich. Im Duodenalabschnitt ist der Umfang bei den neotropischen Formen signifikant geringer als bei den *Platyercinae* und bei der *Alisterus*- und *Agapornis*-Gruppe (Abb. 12).

Tabelle 6. Darmlänge
Absolute Werte ausgewählter Arten

Species	Körpergewicht (g)	Darmlänge (mm)	Falten/Lamellen (mm)
Minimale Werte:			
<i>Loriculus philippensis</i>	33	220	0
<i>Psittrichas fulgidus</i>	595	504	0
<i>Micrositta finschii</i>	16	152	30
<i>Ara ararauna</i>	1000	712	124
Maximale Werte:			
<i>Eclectus roratus</i>	350	1324	272
<i>E. roratus</i> (Extrem)	370	1920	328
<i>Geoffroyus geoffroyi</i>	80	1195	160
<i>Tanygnathus megalorynchos</i>	314	1447	222
<i>Strigops habroptilus</i>	1019	2700	?
(n. BÖKER 1929)			
Formen ähnlicher Größe:			
<i>Trich. h. capistratus</i>	110	466	35
<i>Trich. h. haematodus</i>	105	453	34
<i>Barnardius barnardi</i>	105	635	160
<i>Eunymphicus c. cornutus</i>	105	510	96
<i>Platycercus eximius</i>	105	561	84
<i>Platycercus c. elegans</i>	119	685	110
<i>Purpureicephalus spurius</i>	105	490	74
<i>Aprosmictus jonquillaceus</i>	121	812	141
<i>Polytelis alexandrae</i>	112	665	144
<i>Prioniturus platurus</i>	120	1365	188
<i>Psittacula krameri</i>	112	631	122
<i>Psittacula longicauda</i>	102	751	163
<i>Poicephalus senegalus</i>	116	570	116
<i>Aratinga solstitialis</i>	95	390	65
<i>Hapalopsittaca melanotis</i>	110	1486	393
<i>Pionites leucogaster</i>	124	510	108
<i>Pionopsitta pileata</i>	100	573	112
<i>Trichloria malachitacea</i>	115	695	126

3.5.4. Diskussion

Zur ontogenetischen Differenzierung des Schleimhautreliefs liegen bisher nur Untersuchungen an *Melopsittacus* vor (Joos 1941). Bei dieser Art werden zuerst im ganzen Darm Längs-, später Zickzackfalten gebildet, welche sich im weiteren Verlauf der embryonalen Entwicklung in die für den adulten Vogel typischen Zotten auflösen. Die Falten oder Lamellen im Enddarmbereich der meisten Papageien entsprechen damit einem noch ursprünglichen Zustand. Die Aufspaltung der Falten hat eine Zottenform mit breiter Basis zur Folge. Die Fingerzotten der *Opopsitta*-Gruppe und von *Loriculus* sind nur im apicalen Teil verschmälert, während die Basis noch breit ausgezogen ist. Bei *Psittichas* sind die Zotten basal kaum breiter, und der Querschnitt ist rund, nicht

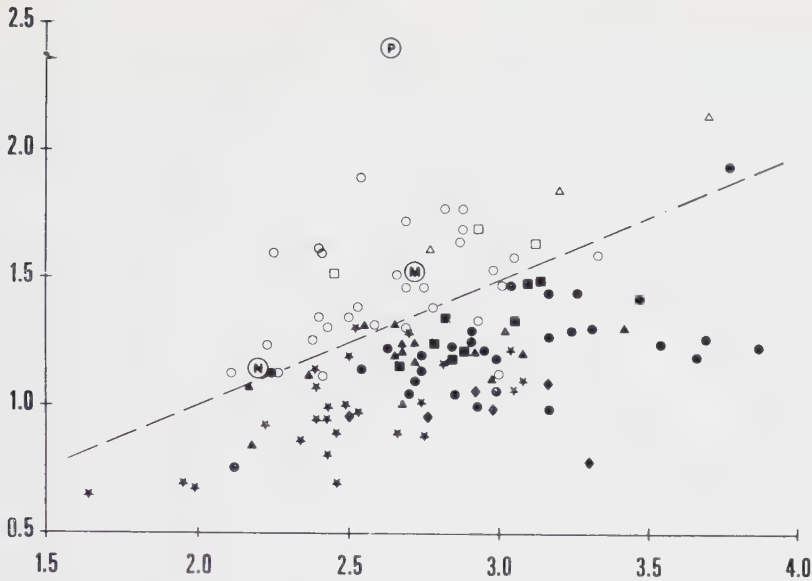


Abb. 12. Darmumfang.

Artmittelwerte, transformierte Millimeterwerte. Abszisse: Duodenalschlinge (D_d), Ordinate: Supraduodenalschlinge (D_s). Die Gerade entspricht einem Verhältnis der Umfänge von $D_s/D_d = 0,5$. (N) *Nestor*, (P) *Psittichas*, (M) *Micropsitta*, (C) *Loriinae*, (Δ) *Loriculus*, ($\square$) *Opopsitta*-Gruppe, ($\bullet$) *Platycercinae*, ($\blacklozenge$) *Alisterus*-Gruppe, ($\blacktriangle$) *Eclectus*-Gruppe, ($\blacksquare$) *Agapornis*, (*) Neotropische Formen.

flach oval. Bei vielen Arten mit Dreieckzotten ist der bindegewebige Kern nicht einheitlich, sondern in mehrere Zapfen aufgeteilt (Abb. 9b). Die Fingerzotten bei *Psittichas* könnten durch eine vollständige Aufteilung, auch des epithelialen Überzuges, entstanden sein.

Die kraniale Darmregion zeigt bei den meisten Vögeln ein höher differenziertes Schleimhautrelief als die caudale Region (PERNKOPF und LEHNER 1937; ZISWILER 1967). Erstaunlich ist deshalb die Auflösung der Falten in Zotten auch im Rectalabschnitt bei *Melopsittacus* und *Neopsephotus*. Es könnte sich dabei um eine Oberflächenvergrößerung im Zusammenhang mit einer verbesserten Wasserresorption handeln. Beide Arten leben in den extremen Trockengebieten Inneraustraliens; von *Melopsittacus* ist bekannt, daß er bis mehrere Monate ohne Wasser auskommen kann (CADE und DYBAS 1962). Für beide Arten dürfte es lebenswichtig sein, in Trockenzeiten dem Darmbrei möglichst viel Wasser zu entziehen, wobei die Eindickung des Darmbreies nicht zu weit kranial einsetzen darf (Transportproblem). Eine parallele Differenzierung könnte die bei den *Platycercinae* größere Länge der Microvilli im Enddarm sein (Tabelle 7).

Im Enddarm von *Ara macao* sind Falten beschrieben worden, an deren Aufbau die Tela submucosa beteiligt sein soll (S. MÜLLER, zit. in PERNKOPF und LEHNER 1937). Es dürfte sich dabei um die auch bei *Ara ambigu* und anderen Arten festgestellten

Tabelle 7. Länge der Mivrovilli im Darm

Längenangabe in μm

Messung: L im Lichtmikroskop, R an REM-Photos

Species	Messung	Duodenal- schlinge	Darm- mitte	Enddarm- bereich
<i>Lorius lory</i>	L, R	4,92	1,09	—
<i>Phigys solitarius</i>	L	4,92	1,85	1,23
<i>Trichoglossus goldiei</i>	R	4,47	3,82	—
<i>Trich. h. moluccanus</i>	L	4,35	3,69	3,69
<i>Trich. johnstoniae</i>	L	3,08	—	2,46
<i>Vini australis</i>	L	4,35	2,46	1,23
<i>Loriculus vernalis</i>	L	4,00	4,31	2,15
<i>Psitttrichas fulgidus</i>	L, R	7,32	5,50	4,31
<i>Micropsitta finschii</i>	L, R	1,85	1,41	2,77
<i>Cyanorhamphus auriceps</i>	L	1,54	1,85	3,08
<i>C. novaezelandiae</i>	L	1,85	2,77	3,08
<i>Lathamus discolor</i>	L	2,15	1,85	—
<i>Melopsittacus undulatus</i>	L	1,23	1,85	—
<i>Neophema pulchella</i>	R	1,33	2,80	2,61
<i>Neopsephotus bourkii</i>	L, R	1,23	1,95	3,08
<i>Platycercus e. elegans</i>	L	—	1,85	2,15
<i>Purpureicephalus spurius</i>	L	2,46	1,85	—
<i>Alisterus a. hypophoniuss</i>	R	1,23	1,75	1,85
<i>Psittacula krameri</i>	R	1,53	1,95	1,95
<i>Agapornis cana</i>	R	1,44	1,85	—
<i>A. p. fischeri</i>	L	2,15	2,15	2,15
<i>A. roseicollis</i>	L	1,85	1,85	1,85
<i>Poicephalus senegalus</i>	L, R	2,46	2,16	2,56
<i>Psittacus erithacus</i>	L, R	—	—	1,85
<i>Ara ambigua</i>	L	1,85	3,08	3,08
<i>Ara ararauna</i>	L	2,15	—	—
<i>Amazona aestiva</i>	L	1,85	2,15	1,95
Vergleichsarten:				
<i>Columba livia</i>	R	1,85	1,54	—
<i>Gallus gallus</i> (domest.)	L	—	1,95	—
<i>Meriones unguiculatus</i>	L	1,23	—	—
<i>Mus musculus</i>	L	1,85	1,54	—
<i>Rattus norvegicus</i>	R	1,16	—	—

Faltenbündel handeln; die mikroskopische Untersuchung zeigt jedoch, daß die Submucosa nicht beteiligt ist. Auch die Lamina muscularis mucosae zieht nicht in den Bindegewebewulst hinein.

Die relative Darmlänge zeigt innerhalb der Platycercinae eine positive Allometrie; die transformierten Werte der kleinen Arten sind geringer als die der größeren Formen (signifikante Rangkorrelation mit $\rho = 0,816$, $p \leq 0,001$). HERPOL (1966) hat bei Limikolen eine ähnliche größenabhängige Zunahme der Darmlänge festgestellt; einer Zunahme der Gewichtslänge um 1% entspricht eine Verlängerung des Darmes um

1,59%. Die analoge Berechnung an Hand der Artmittelwerte führt bei den *Platyercinae* zu einem vergleichbaren Resultat von 1:1,44. Die Erklärung des Phänomens dürfte im Oberflächen-Volumen-Verhältnis liegen: Während die Darmoberfläche mit der 2. Potenz zunimmt, das Körpervolumen bzw. das Körpergewicht aber mit der 3. Potenz, bewirkt die allometrische Verlängerung des Darmes den Ausgleich des Mißverhältnisses. Derartige allometrische Beziehungen könnten die geringe Darmlänge bei *Agapornis*- und *Forpus*-Arten erklären. Für die Darmlängenunterschiede in den übrigen Gruppen müssen jedoch andere Faktoren verantwortlich gemacht werden, da sich entweder keine Allometrie nachweisen läßt (*Loriinae*) oder weil die Beziehung zwischen Darmlänge und Gewichtslänge entgegengesetzt verläuft (kurzdarmige Arten wie *Ara*, *Aratinga* unter den neotropischen Formen).

Eine Besonderheit stellen die bei *Psittichas* sehr langen Microvilli dar (5 bis $8\mu\text{m}$); in der Literatur wird als mittlere Länge bei Vögeln und Säugetieren 1 bis $2\mu\text{m}$ angegeben. Die Untersuchung im Transmissions-Elektronenmikroskop, wenn auch an in nur technischem Formol fixiertem Material, ergab keine Abweichungen im ultrastrukturellen Bereich (Herstellung der Aufnahmen durch Frau Dr. V. KRULIS). Das Auftreten verlängerter Microvilli bei *Loriculus* und Vertretern der *Loriinae* macht einen Zusammenhang mit Nektarivorie bzw. Fruktivorie wahrscheinlich.

4. Schlußdiskussion

4.1. Zur Frage der Modifizierbarkeit der Verdauungsorgane

In einer Anzahl neuerer Arbeiten wurde gezeigt, daß die Morphologie des Verdauungstraktes bei Vögeln individuell durch eine unterschiedliche Nahrungszusammensetzung beeinflusst werden kann (LEWIN 1963; MOSS 1972; MILLER 1975; OELHAFEN 1980). Dem Faseranteil in der Diät kommt dabei eine wichtige Rolle zu. Solche Veränderungen betreffen meist die Dimensionen von Muskelmagen, Darm und Blinddärmen, und sie können saisonal auftreten (SPITZER 1972; PENDERGAST und BOAG 1973; MOSS 1974). Bei mit unterschiedlicher Diät aufgezogenen Jungvögeln von *Fulica atra* wurden sogar Veränderungen der mikroskopischen Strukturen im Oesophagus und Magen beschrieben (LEŽNICKÁ 1971). In einer vergleichend-morphologischen Untersuchung des Verdauungsapparates, zumal bei weitgehend aus Volierenhaltung stammenden Vögeln, welche bezüglich ihrer Ernährung teilweise erstaunlich anpassungsfähig sind (HOMBERGER 1980), ist eine Beurteilung der Frage ernährungsbedingter Modifikationen unumgänglich.

Allen im Zusammenhang mit ernährungsbedingten Unterschieden im Verdauungstrakt erwähnten Arten ist gemeinsam, daß sie als Bewohner gemäßigter Klimazonen ausgeprägten jahreszeitlichen Klimaschwankungen unterworfen sind, welche eine mehr oder weniger gründliche Umstellung im Nahrungsangebot und damit auch in der Nahrungszusammensetzung zur Folge haben. Diese saisonalen Veränderungen müssen fast zwingend mit physiologischen und morphologischen Anpassungen im Verdauungstrakt einhergehen, damit in allen Jahreszeiten eine optimale Ausnutzung der Nahrung gewährleistet bleibt. Eine starr fixierte Ausbildung der Verdauungsorgane wäre deshalb adaptiv wenig sinnvoll.

Für Vögel tropischer Zonen oder für Zugvögel, welche den Klimaveränderungen durch Wanderungen ausweichen, stellt sich das Problem einer solchen Anpassung nicht, da das ganze Jahr über ein ähnliches Angebot an Nahrung vorhanden ist. Bei tropischen Frucht- und Insektenfressern ist damit eine Umstellung nicht zu erwarten. Etwas anders ist die Situation bei granivoren Arten, welche sich den größten Teil des Jahres zu einem erheblichen Teil von Körnern ernähren, wie es bei körnerfressenden Papageien oder bei den verschiedenen Gruppen körnerfressender *Oscines* (ZISWILER

1967) der Fall ist. Sobald das ganze Jahr über Körner aufgenommen werden, müssen nach dem Alles-oder-Nichts-Prinzip für eine optimale Ausnutzung der Samennahrung bestimmte physiologische und morphologische Anforderungen erfüllt sein, unabhängig davon, ob auch andere Nahrung aufgenommen wird (ZISWILER 1967). Für solche Formen ist ein sich strukturell rasch an ein verändertes Nahrungsangebot anpassender Verdauungsapparat nicht vorteilhaft; eine solche Plastizität hätte zur Folge, daß schon nach einer kurzfristigen Periode mit einem reichen Angebot an Früchten der Verdauungstrakt vor einer Rückkehr zu Körnernahrung erst wieder umstrukturiert werden müßte. Der Druck der Selektion wird daher eher auf eine strukturelle Polyvalenz hinzielen.

Bei Papageien sprechen mehrere Befunde für eine weitgehend genetisch festgelegte Differenzierung des Verdauungstraktes. Modifikationen sind allenfalls im Bereich des Muskelmagens zu erwarten, wo die Muskulatur bei andauernd weicher Nahrung einer Atrophie unterliegen kann. Wie weit die Struktur der Koilinschicht modifizierbar ist, läßt sich vorläufig nicht entscheiden. Bei den übrigen Abschnitten des Verdauungssystems spricht fast alles gegen eine kurzfristige Modifizierbarkeit. 2 Exemplare von *Agapornis p. fischeri*, während 4 bzw. 6 Monaten bei reiner Weichfutterdiät (Früchte, Eifutter) gehalten, zeigten keinerlei Veränderungen gegenüber normal ernährten Vögeln. Einzig das Gewicht des Muskelmagens lag unter dem Durchschnitt, wenn auch noch innerhalb des Variationsbereiches der Art. Untersuchungen an einem größeren Material, v. a. an bereits als Nestlinge mit Weichfutter aufgezogenen Jungvögeln, wären wünschenswert.

Das Auftreten von Unterschieden in der Ausdehnung der Oesophagusdrüsen bei *Agapornis*-Arten und innerhalb der *Platyercinae*, die in Gefangenschaft unter sehr ähnlichen Bedingungen mit weitgehend gleichem Nahrungsangebot z. T. über Generationen gehalten werden, spricht gegen eine ernährungsbedingte Modifikation. Die Haltungsbedingungen müßten ja geradezu eine nivellierende Wirkung haben. Die von mir untersuchten Exemplare von *Lathamus*, die sich in Gefangenschaft vorwiegend von Nektar-Ersatz ernähren, zeigen einen von den mit demselben Futter ernährten Loriinae völlig verschiedenen Verdauungstrakt, mit allen für Körnerfresser typischen Differenzierungen. *Neopsittacus*, obwohl in der Voliere fast ausschließlich von Sämereien lebend (R. LANDOLT, pers. Mitt.), behält die für Loriinae typischen hohen zusammengesetzten Drüsen bei. Zotten im caudalen Enddarmbereich bei *Neopsophotus* und *Meopsittacus*, welche vermutlich eine Anpassung an das extreme Wüstenklima darstellen und noch nach Generationen von Gefangenschaftszucht auftreten, sprechen für eine geringe Modifikationsfähigkeit des Verdauungstraktes. Nicht auszuschließen ist jedoch, daß die oft sehr hohe intraspezifische Variabilität auf verringerte Selektionsdrucke bei langjährig in Gefangenschaft gezüchteten Formen zurückzuführen ist.

4.2. Die adaptive Radiation der Verdauungsorgane

Die Beurteilung der adaptiven Radiation, speziell der Richtung der evolutiven Differenzierungsprozesse, setzt die Kenntnis der Ausgangsform voraus. Die bei Papageien spärlichen Fossilnachweise geben darüber keinen Aufschluß, so daß die Organisation der Stammform aus einem Vergleich der rezenten Arten rekonstruiert werden muß. Auf Grund von Untersuchungen der Pterylose, Osteologie, Gefäßmorphologie und des Verhaltens wurden verschiedene Gruppen oder Formen als der gemeinsamen Stammform besonders nahestehend bewertet. Als entscheidende Merkmale galten das Fehlen der für Papageien charakteristischen Feilkerben im Oberschnabel, die Anordnung der Carotiden und das Vorhandensein des *Musculus ambiens*. Indirekt mag die Entscheidung beeinflußt worden sein durch die düstere Gefiederfärbung von *Nestor*, *Psittichas* und der schwarzen Kakadus, sowie durch die Tatsache, daß Granivorie bei Vögeln gegenüber Insektivorie oder Omnivorie als abgeleitet gilt. Die meisten der älteren Klassifikationen und Stammbäume basieren auf SALVADORI (1891) und REICHENOW (1913), welche *Nestor*, z. T. auch *Psittichas*, sowie die Loriinae als die ursprünglichsten der rezenten Formen

betrachten. VERHEYEN (1956) stellt dagegen *Strigops* und die *Cacatuinae* an die Basis der Papageien, GLENNY (1957) auf Grund des Carotidenmusters *Strigops* und die *Loriinae*. *Psittichus* und *Nestor* finden sich bei BOETTICHER (1959) als Ursprungsformen, *Nestor* und *Strigops* in der Klassifikation von BRERETON (1963). Etwas differenzierter beurteilt SMITH (1972) die Phylogenese der Papageien; er stellt die im Carotidenmuster ursprünglicheren Vertreter der *Loriinae* bzw. der *Platyercinae* an die Basis zweier früh divergierender Linien.

Die Untersuchungen von HOMBERGER (1980) haben jedoch gezeigt, daß das Fehlen von Feilkerben nicht ursprünglich, sondern auf Rückbildung zurückzuführen ist. Der unter den Vögeln einmalige Bau des Papageienschnabels ist nur als Anpassung an Granivorie verständlich, und die Beobachtung, daß mit Ausnahme von *Psittichus* alle Papageien in der Lage sind, Samen auf eine charakteristische Weise zu öffnen, weist ebenfalls darauf hin, daß Granivorie bei Papageien die ursprüngliche Form der Ernährung ist (HOMBERGER und ZISWILER 1972; HOMBERGER 1980). Im Verdauungstrakt sind die bei sämtlichen Arten, auch den extremsten Nektarfressern, reich gekammerten Oesophagusdrüsen ein Indiz für die Ursprünglichkeit der Granivorie. Das Vorhandensein eines Kropfes braucht dagegen nicht zwingend durch Granivorie bedingt zu sein, da auch für nektarivore Vögel ein Atzkropf zum Füttern der Jungvögel von Vorteil ist. Das ursprüngliche Carotidenmuster bei den hochspezialisierten *Loriinae* oder das relikartige Vorkommen des *M. ambiens* bei verschiedenen Gattungen (BRERETON 1963) ist angesichts der bei Papageien ausgesprochen mosaikartigen Verbreitung der Merkmale nicht erstaunlich.

Die Morphologie der Hinterextremität mit dem zygodactylen Fuß, das Brüten in Baumhöhlen und die bei allen Arten weißen Eier lassen vermuten, daß die Stammform der Papageien ein Waldbewohner war. Ausgehend von einer solchen Waldform, mit granivorer bis fructivorer Ernährung, führen verschiedene Entwicklungslinien zu den heutigen Papageienformen. Gemessen an der Zahl der rezenten Arten waren 2 Radiationsrichtungen besonders erfolgreich: die Entwicklung der Nektarivorie und der Übergang zum Leben in Offengebieten. Nektarivorie ist bei den Papageien sicher mehrmals unabhängig entstanden, bei den *Loriinae*, in der Gattung *Loriculus* und bei *Lathamus* (GÜNTERT und ZISWILER 1972; HOMBERGER 1980), sowie bei *Brotogeris* (WETMORE 1957) und vielleicht in der *Opopsitta*-Gruppe. Die 2. Radiationsrichtung, die Besiedlung von Offengebieten mit Savannen-, Steppen- oder sogar Wüstencharakter, verlangt eine Verbesserung der Flugleistung und eine Anpassung der Hinterextremität an das Laufen am Boden. Bezüglich der Ernährung ist eine Spezialisierung auf extreme Granivorie unumgänglich. Diese Entwicklungsrichtung hat zu der evolutiven Entfaltung der *Platyercinae* geführt. Aus dieser Gruppe sind *Geopsittacus* und *Pezoporus* zu eigentlichen Bodenbewohnern geworden. In Australien, wo die großen Offengebiete im späten Oligozän entstanden sind (STIRTON et al. 1968), haben sich Vertreter aus anderen Gruppen ebenfalls an ein Leben im Offenland angepaßt, unter den *Cacatuinae* *Cacatua roseicapilla* und *Nymphicus*, ferner *Polytelis alexandrae* aus der *Eclotus*-Gruppe. Bei den afrikanischen Papageien ging die Anpassung ans Offenland nicht so weit; einige *Agapornis*- und *Poicephalus*-Arten, darunter *Poicephalus senegalus*, bewohnen die Randzone

der Savannen. In der Neotropis haben sich einige *Aratinga*-Arten ans Leben in Offenbiotopen oder Halbwüsten angepaßt.

Weitere Evolutionslinien gehen in Richtung einer extremen Fructivorie (*Psittichas*) oder zu einer Ernährung durch Früchte, Beeren, Nektar und sogar Aas bei *Nestor notabilis*. Bei *Micropsitta* geht die Ernährungsspezialisierung auf Termiten oder eventuell Flechten einher mit einer Änderung der Fortbewegungsweise, nämlich der Anpassung an ein Stammklettern nach Art der Spechte, mit einer entsprechenden Umgestaltung der Steuerfedern (STEINBACHER 1935). Innerhalb der Cacatuinae wird die Granivorie beibehalten, doch ermöglicht die Umstrukturierung der Kiefermechanik eine Erweiterung des Nahrungsspektrums auf hartschalige Nüsse (HOMBERGER 1980).

Der Oesophagus zeigt in verschiedenen Merkmalen Anpassungen an Nektarivorie. Die Unterschiede im Bau des Kropfes sowie im mikroskopischen Bau können zum großen Teil als Anpassungen an die Konsistenz der Nahrung erklärt werden (vgl. 3.2.5.). Die Beschränkung der Oesophagusdrüsen auf die Pars thoracica ist im Zusammenhang mit dem Atzkropf zu sehen; bei den Aufwürgbewegungen könnten die Drüsen beschädigt werden. Analog findet man bei den Tauben die Drüsen auf den Kropfgrund und die Pars thoracica beschränkt (NIETHAMMER 1933). Körnerfressende Singvögel mit Atzkropf weisen im kranialen Oesophagus eine verminderte Drüsendichte auf (ZISWILER 1967). Bei Papageien wird die Reduktion auf einen kurzen Abschnitt kompensiert durch eine intensive Vergrößerung der inneren Oberfläche der Drüsen. Das rein mucöse Sekret der Oesophagusdrüsen hat die Funktion, die Nahrung gleitfähig zu machen und dadurch eine mechanische Beschädigung des Drüsenmagenepithels zu verhindern. Bei Arten mit flüssiger oder weicher Nahrung ist eine weitere Reduktion der Drüsen verständlich. Ein selektiver Vorteil könnte in einer geringeren Infektionsgefahr liegen, da die Drüsen in einer Region mit dichten Lymphocyten-Ansammlungen konzentriert werden können.

Innerhalb der körnerfressenden Papageien zeigt sich bei Bewohnern extremer Trockengebiete, welche sich vorwiegend von trockenen, harten Samen ernähren, die Tendenz zur Vermehrung der Oesophagusdrüsen gegenüber verwandten Arten in feuchteren Regionen. Diese Beziehung zwischen Drüsenverteilung und Klima bzw. Ernährungsweise tritt bei einem Vergleich der australischen Papageien besonders deutlich hervor. Klassiert man die auf dem australischen Kontinent lebenden Vertreter der Cacatuinae, Platycercinae sowie der *Alisterus*- und *Eclectus*-Gruppe nach den Niederschlagszonen, in welche ihr Hauptverbreitungsgebiet fällt — wobei die Zuordnung in den mittleren Klassen oft etwas willkürlich ausfallen mag —, so ergibt sich eine signifikante Rangkorrelation zwischen den Parametern (Drüsenverteilung, Klima), mit $p \leq 0,001$ (Abb. 13). Die Zugehörigkeit zur selben Klasse wurde als Bindung („tie“) gerechnet. Bemerkenswert ist dabei, daß die gruppentypischen Unterschiede immer noch erkennbar bleiben: die *Polytelis*-Arten, obschon sie innerhalb der *Eclectus*-Gruppe maximale Drüsenwerte aufweisen, erreichen nicht die hohen Werte der im selben Gebiet lebenden Platycercinae oder Cacatuinae.

Eine vergleichbare Beziehung zwischen Ernährungsweise und Oesophagusdrüsen erhält man in der Gattung *Agapornis*, mit *A. cana* und *A. pullaria* als extremen Samenfressern (Drüsenwert 3,20 bzw. 2,91), *A. taranta* als Fruchtfresser und Beerenfresser

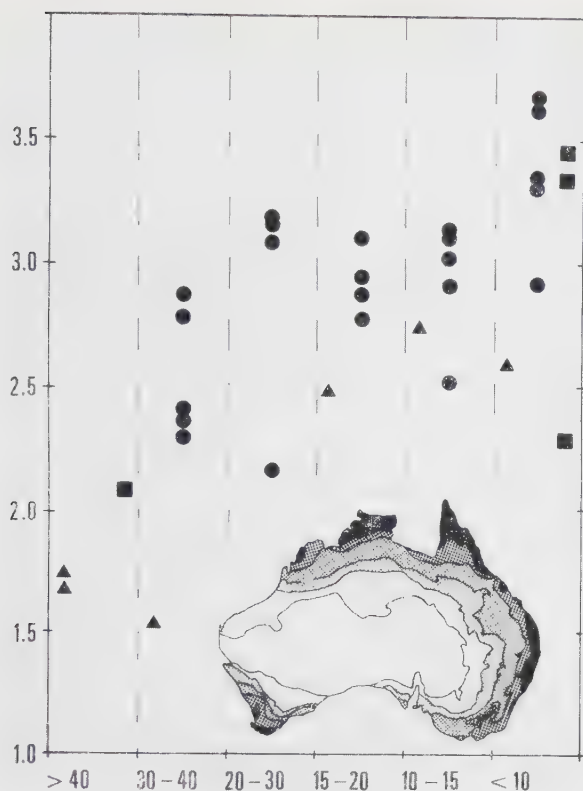


Abb. 13. Oesophagusdrüsen australischer Körnerfresserarten.

Abszisse: Niederschlagszonen, jährlicher Niederschlag in Inches. Karte nach KEAST (1961). Schwarz: mehr als 40, weiß: weniger als 10 Inches pro Jahr. Ordinate: Länge des Schleimdrüsen enthaltenden Oesophagusabschnittes (Drüsenwert), transformierte Millimeterwerte der Artmittelwerte. Einteilung in die Niederschlagsklassen nach Verbreitungskarten in EASTMAN und HUNT (1966), FORSHAW (1973). (●) *Platycercinae*, (■) *Cacatuinae*, (▲) *Alisterus*-Gruppe und *Eclotus*-Gruppe.

(1,58) und den übrigen Formen im Zwischenbereich (Angaben zur Ernährung nach MOREAU 1948; FORSHAW 1973). Die hohe Variabilität der Oesophagusdrüsen bei den neotropischen Formen (Abb. 2) läßt sich mit dem vorliegenden Material nicht genügend erklären. Zwar treffen auch in dieser Gruppe die bisherigen Annahmen für die extremen Nahrungsspezialisten zu: *Brotogeris jugularis*, der sich von Nektar und weichen Pflanzenteilen ernährt (WETMORE 1958; FORSHAW 1973), zeigt die geringste Ausdehnung der Schleimdrüsen (0,94); die vorwiegend Grassamen fressenden *Forpus*-Arten haben erwartungsgemäß hohe Drüsenwerte (*F. coelestis* 2,74, *F. passerinus* 2,57). Innerhalb der Gattung *Aratinga* entsprechen die Drüsenwerte ebenfalls weitgehend dem Lebensraum und der davon abhängigen Ernährung der einzelnen Arten:

<i>A. guarouba</i>	Tropischer Regenwald	1,83
<i>A. leucophthalmus</i>	Offener Wald, Palmenhaine	1,69

<i>A. solstitialis</i>	Offene Savanne	2,35
<i>A. pertinax</i>	Halbwüste	2,52

Anodorhynchus erreicht den höchsten Drüsenwert (5,61) unter allen Papageien und unterscheidet sich dadurch klar von den Vertretern der Gattung *Ara* (2,06 bis 2,33). Diese Besonderheit läßt sich möglicherweise als Anpassung an die Ernährung durch harte, trockene Palmnüsse erklären (P. ROTH, pers. Mitt.).

Der ursprüngliche Bautyp des Drüsenmagens dürfte bei Papageien durch ein langes Drüsenstück mit niedrigen zusammengesetzten Drüsen und weitem Lumen sowie ein relativ großes Schaltstück zur Aufnahme größerer Samenfragmente und Fruchtstücke charakterisiert sein. Die kleinen, eher kugeligen Drüsen mit wenig differenziertem Zentralkanal dürfen als ursprünglich betrachtet werden, da sie bei allen Papageien vorkommen. Bei Nektarfressern besteht das Bedürfnis nach einer vermehrten Pepsinogenproduktion zur optimalen Aufschließung der Pollenproteine; bei den Loriinae tritt zudem eine Verlängerung des Schaltstückes auf, welche eine längere Einwirkungszeit des Pepsins im sauren Milieu des Magens ermöglicht. Auch bei extremen Samenfressern wird der Drüsenmagen leistungsfähiger gemacht durch eine Verlängerung der zusammengesetzten Drüsen. Die Erhöhung der Leistungsfähigkeit des Drüsenmagens durch Vermehrung des die polygonalen Zellen enthaltenden Gewebes ist bei verschiedenen Gruppen zu erkennen, wobei das Ziel auf unterschiedlichen, oft gleichzeitig auf mehreren Wegen erreicht werden kann (Tabelle 8). Das Auftreten dieser strukturellen Differenzierungen in unterschiedlichen Kombinationen (Loriinae — *Loriculus*, Loriinae — *Nestor*, Loriinae — *Agapornis*) deutet auf zahlreiche Konvergenzen oder Parallelentwicklungen hin. Auffällig ist dabei, daß mit Ausnahme von *Nestor* alle Gruppen den durch Veränderungen der zusammengesetzten Drüsen erzielten Gewinn durch ein kürzeres Drüsenstück kompensieren (vgl. 3.3.5.). Offenbar wird eine Platzersparnis zugunsten eines längeren Schaltstücks (Loriinae) oder eines größeren Muskelmagens (Platycercinae, *Agapornis*) angestrebt.

Der Muskelmagen unspezialisierter Körnerfresser weist ein geräumiges Lumen auf, geeignet zur Aufnahme größerer Frucht- und Samenstücke; die innere Oberfläche bildet zahlreiche Wülste. Bei Nektar- und Fruchtfressern tritt eine Reduktion der Muskulatur ein, wogegen extreme Körnerfresser stärker entwickelte Hauptmuskeln aufweisen. Bei extremen Spezialisten auf Gramineensamen (Platycercinae, *Nymphicus*, *Agapornis*) ist das Lumenvolumen infolge einer geringeren Lumenhöhe kleiner, und die Koilinschicht bildet wenige breite Wülste, die sich als Reibplatten gegenüberliegen.

Die Ähnlichkeit des Magens von *Nestor* mit demjenigen von Greifvögeln und die besonders stark entwickelten zusammengesetzten Drüsen sind angesichts der teilweisen Ernährung durch Aas interessant. Zwar sind Berichte über Angriffe auf Schafe angezweifelt worden (JACKSON 1962), und neuere Untersuchungen weisen auf die überwiegenden Anteile von Früchten, Beeren und Nektar im Nahrungsspektrum hin (CLARKE 1970).

Der Darm zeigt innerhalb der Papageien große Unterschiede in bezug auf die Länge. Bereits BEDDARD (1898) weist auf den extrem langen Darm von *Eclectus* hin. SMITH (1972) erwähnt ebenfalls bei verschiedenen Arten verlängerte Därme und erklärt sie

Tabelle 8. Möglichkeiten zur Vermehrung des PGZ-Gewebes

Gruppe/Art	Vermehrung durch:				Vorkommen von:	
	langes Drüsenstück	höhere ZD	breitere ZD	zahlreichere Schichten	PGZ in Schlauchdr.	PGZ im Schaltstück
<i>Loriinae</i>	—	++	++	++	++	++
<i>Loriculus</i> -Gr.	—	+	+	+	++	++
<i>Opopsitta</i> -Gr.	+	—	+	—	?	—
<i>Nestor</i>	++	++	—	++	+	—
<i>Psitttrichas</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Micropsitta</i>	—	++	++	+	(+)	—
<i>Cacatuinae</i>	++	—	—	+	?	—
<i>Platyercinae</i>	—	+	(+)	+	+	—
<i>Prosopeia</i> -Gr.	—	+	—	—	—	—
<i>Alisterus</i> -Gr.	+	—	—	—	?	—
<i>Eclectus</i> -Gr.	++	—	—	—	—	—
<i>Agapornis</i> -Gr.	—	(+)	++	—	++	—
<i>Psittacus</i> -Gr.	+	(+)	—	+	?	—
Neotrop. Formen	—	(+)	—	+	(+)	—

PGZ: Polygonale Zellen

ZD: Zusammengesetzte Drüsen

als Anpassungen an eine spezielle Ernährungsweise. Bei Vögeln und Säugetieren gilt allgemein, daß Pflanzenfresser gegenüber Fleischfressern längere Därme aufweisen. Obschon bei Papageien praktisch alle Arten Pflanzenfresser sind, bestehen doch erhebliche Unterschiede in der Nährstoffzusammensetzung. Der kurze Darm der Nektarfresser, deren Nahrung einen hohen Proteinanteil enthält, wird durch den Vergleich mit carnivoren Tieren verständlich, und es scheint naheliegend, die langen Därme bei Vertretern der *Eclectus*- und *Alisterus*-Gruppe sowie bei einigen neotropischen Arten als Adaptation an eine besondere Nahrung, z. B. mit einem hohen Zellulosegehalt, zu erklären.

Diesem Deutungsversuch sind jedoch folgende Einwände entgegenzuhalten:

- Bei Säugetieren tritt Herbivorie stets im Zusammenhang mit Zellulose-Aufschluß durch Darmsymbionten auf. In diesen Fällen sind im Verdauungstrakt gekammerte Abschnitte ausgebildet, durch welche die Nahrung im Verdauungstrakt zurückgehalten und genügend lange der Einwirkung der Mikroorganismen ausgesetzt werden kann.
- Das Nahrungsspektrum der langdarmigen Papageienarten unterscheidet sich nicht grundlegend von dem vieler kurzdarmiger Formen; keinesfalls handelt es sich um ausgesprochene Blatt- oder Grasfresser.
- Die Ausbildung langer Därme bei Papageien wäre nur vorteilhaft bei einem Zellulose-Abbau durch symbiontische Mikroorganismen. Zwar ist bei einzelnen Vogelarten ein Zelluloseaufschluß oder zumindest eine Verdauungsfunktion der Darmflora in

den Blinddärmen nachgewiesen (INMAN 1973; MILLER 1976). Den Papageien fehlen aber jegliche Strukturen, welche die Passagerate der Nahrung herabsetzen könnten.

- Bei flugfähigen, arborealen Vögeln ist Herbivorie bzw. Folivorie nicht vorteilhaft, da die Vergrößerung der Speicherkapazität der Verdauungsorgane und die lange im Darm zurückgehaltene Nahrung das Gewicht erhöhen und deshalb die Energiebilanz ungünstig beeinflussen (MORTON 1978).
- Lange Därme kommen bei Papageien stets zusammen mit einem wenig differenzierten Darmmuster, also mit ausgedehnten Falten und Lamellen tragenden Bereichen vor.
- Fructivorie führt nicht zwingend zu langen Därmen: der extremste Fruchtfresser unter den Papageien, *Psitttrichas*, hat den relativ kürzesten Darm mit hochdifferenziertem Schleimhautrelief und extrem langen Microvilli.

Unter diesen Gesichtspunkten erscheint es wahrscheinlicher, daß ein langer Darm einem ursprünglichen Zustand entspricht. Lange Därme treten stets bei Waldformen auf. Eine Verkürzung dürfte einerseits als Folge der Umstellung der Diät (Nektarivorie, Fructivorie), andererseits im Zusammenhang mit der Verbesserung der Flugleistung beim Übergang an das Leben in Offengebieten eingetreten sein; für häufig und schnell fliegende Arten ist ein kurzer Darm selektiv von Vorteil, da er eine Gewichtsersparnis bringt.

Weitere Befunde unterstützen diese Hypothese: Bei Arten mit sehr langem Darm sind die zusammengesetzten Drüsen des Drüsenmagens klein und entsprechen damit dem vermutlich ursprünglichen Zustand. In den Strukturen des Mund-Rachenraumes zeigen zumindest die altweltlichen Formen die als ursprünglich bewerteten Merkmalskonfigurationen (HOMBERGER 1980).

Eine entgegengesetzte Richtung der Evolution, die Umwandlung eines effizienten, kurzen Darmes in einen langen, weniger leistungsfähigen, erscheint — ohne den Vorteil eines Zellulose-Aufschlusses durch Darmsymbionten — unwahrscheinlich. Die einzige Art, bei der ausgesprochene Herbivorie oder Folivorie auftritt, ist der praktisch flugunfähige Eulenzpapagei (*Strigops*), doch soll diese Art die Pflanzenteile im Schnabel durchkauen und die unverdaulichen Anteile in Form trockener Faserballen auswerfen (OLIVER 1955). Unter den australischen bodenlebenden Arten hat zumindest *Geopsittacus* einen kurzen Darm (BEDDARD 1898) und kommt deshalb als Herbivor nicht in Frage.

In bezug auf den Verdauungstrakt zeigen somit die Vertreter der Gattungen *Geoffroyus*, *Prioniturus* und *Electus* die ursprünglichsten Merkmalszustände. Die Untersuchungen sollten unbedingt auf die *Psittacella*-Arten ausgedehnt werden, welche auch im gebänderten Gefieder primitive Merkmale aufweisen.

4.3. Strukturelle Differenzierung der Verdauungsorgane und Verwandtschaftsbeziehungen bei Papageien

Viele Differenzierungsmerkmale der Verdauungsorgane treten in mehr als einer Gruppe von Papageien auf. In vielen Fällen läßt sich zeigen, daß solche Gemeinsam-

keiten durch Konvergenz entstanden sind, als Anpassungen an eine ähnliche Ernährungs- oder Lebensweise der Arten. Übereinstimmungen im Bau des Verdauungstraktes — auch wenn es sich um abgeleitete Merkmalszustände handelt — dürfen deshalb bei Papageien nicht unbesehen als Hinweise für eine nähere Verwandtschaft der betreffenden Formen aufgefaßt werden.

Die Loriinae sind durch den spezifischen Bau ihrer Zunge sowie durch verschiedene Merkmale des Schnabel-Gaumenbereiches deutlich von den übrigen Gruppen abzutrennen (GÜNTERT und ZISWILER 1972; HOMBERGER 1980). Sie zeigen die ausgeprägteste Anpassung an Nektarivorie in allen Abschnitten des Verdauungsapparates. Einige ihrer Vertreter (*Neopsittacus musschenbroekii*, *N. pullicauda*, *Trichoglossus iris*) zeigen allerdings mehr oder weniger deutliche Körnerfresser-Merkmale, auf Grund welcher eine Stellung nahe der Ursprungsform der Loriinae vermutet werden könnte. Der typische Bau der Zunge, mehrere Merkmale des Drüsenmagens, bei *Trichoglossus iris* auch die verlängerten Microvilli im Darm, machen jedoch eine sekundäre Rückkehr zu Granivorie wahrscheinlich.

Die 3 untersuchten Arten von *Loriculus* unterscheiden sich im Grad der Spezialisierung auf Nektarivorie. Zungenpapillen sind nur bei *Loriculus philippensis* ausgebildet (GÜNTERT und ZISWILER 1972; HOMBERGER 1980). Vermutlich hat innerhalb der Gruppe eine Ernährungsradiation stattgefunden. HOMBERGER (1980) weist auf Ähnlichkeiten zwischen *Psittarchas* und den *Loriculus*-Arten hin. Auch in den Verdauungsorganen zeigen sich Übereinstimmungen im vollständigen Fehlen von Lamellen im Darm und in den verlängerten Microvilli. Da aber beide Merkmale auch in weiteren Gruppen auftreten (*Opopsitta*-Gruppe bzw. Loriinae), kann eine konvergente Entstehung dieser Gemeinsamkeiten bei *Loriculus* und *Psittarchas* nicht ausgeschlossen werden.

Die *Opopsitta*-Gruppe wird von BOETTCHER (1959) wegen der ähnlichen Gefiederfärbung in die Nähe der Loriinae gestellt. In beiden Gruppen ist im Zungenskelet ein Parahyalbogen ausgebildet, doch tritt diese Struktur auch bei anderen Formen auf (*Nestor*, *Melopsittacus*). Im Verdauungstrakt zeigen die Vertreter der *Opopsitta*-Gruppe ein vorläufig noch unverständliches Mosaik von Merkmalen. Das Schleimhautrelief des Darmes entspricht dem von Nektarfressern, wogegen die über einen weiten Bereich ausgedehnten Oesophagusdrüsen eher für Granivorie sprechen. Der Kropf ist ähnlich gebaut wie bei den Loriinae. Die Annahme einer frühen Abspaltung von bereits auf Nektar spezialisierten Loriinae könnte einige der offenen Fragen klären.

Psittarchas weicht in vielen Merkmalen des Verdauungstraktes völlig von den übrigen Papageien ab; die von HOMBERGER (1980) vorgeschlagene Plazierung in einer eigenen Unterfamilie ist sicher gerechtfertigt. PETERS (1937) vermutet eine nahe Verwandtschaft mit *Eclectus*, doch stehen sich diese beiden Formen im Differenzierungsgrad des Darmes fast diametral gegenüber.

Die Cacatuinae sind charakterisiert durch ihre besondere Schnabelmechanik (HOMBERGER 1980). *Nymphicus* ist auf Grund des Schnabelbaus und der Merkmale im Gefieder und im Verhalten den Cacatuinae zuzuordnen (COURTNEY 1974). Die Ähnlichkeit im Habitus und im Verdauungsapparat (Oesophagusdrüsen, Muskelmagen) zu den Platycercinae sind deshalb als Konvergenz zu deuten, umso mehr, als die im selben Gebiet

vorkommende und auf eine ähnliche Ernährungsweise spezialisierte *Cacatua roseicapilla* ebenfalls mit den Platycercinae übereinstimmt.

Unter den Platycercinae ist *Lathamus* zu einer nektarivoren Ernährungsweise übergegangen. Mit Ausnahme der Zungenpapillen stimmt er jedoch in fast allen Merkmalen mit den granivoren Platycercinae überein; die Nektarivorie ist in Konvergenz zu den Loriinae entstanden (GÜNTERT und ZISWILER 1972; HOMBERGER 1980). HOLYOAK (1973) hat das Vorkommen eines Parahyalbogens bei *Lathamus* erneut als Argument für eine Loriinae-Verwandtschaft aufgeführt; diese Angabe ist jedoch unzutreffend oder beruht auf individueller Variation. Bei 5 Exemplaren war an Hand von Röntgenbildern (HOMBERGER, pers. Mitt.), Sektion oder Aufhellungspräparaten kein Parahyalbogen festzustellen.

Prosopelia wird von HOMBERGER (1980) zu den Platycercinae gestellt. Die auf Grund des Gaumenleistenmusters postulierte Ableitung aus *Cyanorhamphus-Eunymphicus*-Verwandten steht jedoch im Widerspruch zu der Differenzierung des Verdauungstraktes. *Cyanorhamphus* und *Eunymphicus* sind charakterisiert durch einen kurzen Darm und hohe, schlanke zusammengesetzte Drüsen. *Prosopelia* dagegen hat einen bedeutend längeren Darm, und die zusammengesetzten Drüsen zeigen nicht die *Cyanorhamphus*-typische Form. Nach der Morphologie der Verdauungsorgane ist *Prosopelia* innerhalb der Platycercinae ursprünglich; das Gaumenleistenmuster dürfte deshalb nicht sekundär vereinfacht, sondern ebenfalls als primitiv zu betrachten sein.

Die Vertreter von *Alisterus* sind von einigen Autoren zu den Platycercinae gestellt worden. Im Verdauungstrakt sind sie ursprünglich und sehr ähnlich mit *Eclectus*. Gemeinsamkeiten in den Merkmalen der Pterylose machen eine zwischen der *Eclectus*-Gruppe und *Prosopelia* vermittelnde Stellung zumindest möglich.

Die *Eclectus*-Gruppe enthält die bezüglich des Verdauungstraktes ursprünglichsten rezenten Papageienformen. Die Gattung *Psittacula* ist vermehrt auf Granivorie spezialisiert; *Polytelis alexandrae* stellt eine Konvergenz zu den extremen Samenspezialisten unter den Platycercinae dar. Die Gattung *Agapornis* wird meist zu der *Eclectus*-Gruppe gestellt. *Agapornis* weicht aber in vielen Merkmalen des Verdauungstraktes von den übrigen Vertretern der Gruppe ab. In der Differenzierung des Drüsenmagens teilt *Agapornis* einige Besonderheiten mit *Loriculus* (Tabelle 8), zu welchen eine nahe Verwandtschaft auf Grund des Verhaltens postuliert wurde. Das Vorkommen derselben Mechanismen zur Erhöhung der Leistungsfähigkeit des Drüsenmagens bei den Loriinae macht jedoch eine konvergente Entwicklung wahrscheinlich.

Bei den neotropischen Formen fällt in den meisten Merkmalen eine große Heterogenität auf, welche fast immer zu 2 mehr oder weniger deutlich getrennten Gruppen führt: *Ara-Araatinga-Pionites* bzw. *Amazona-Pionus*. Die Trennung entspricht also nicht der von BOETTICHER (1959) vorgeschlagenen Aufteilung in Stumpfschwanzpapageien und Keilschwanzsittiche. Die Heterogenität kann auf eine intensive Radiation der Papageien nach der Besiedlung der Neotropis zurückzuführen sein; für diese Interpretation sprechen die zwischen den beiden Extremen vermittelnden Zwischenformen. Denkbar ist jedoch auch eine mehrfache Besiedlung von Südamerika, zuerst durch ursprüngliche Papageienformen, von welchen *Hapalopsittaca* mit dem ursprünglichen Verdauungstrakt

abzuleiten wäre, später durch eine Einwanderung höher entwickelter afrikanischer *Psittacus*-Verwandter. Für eine Erklärung der vielfältigen Radiation innerhalb der neotropischen Formen ist das vorliegende Material nicht vollständig genug.

Strigops: Von verschiedenen Autoren wurde eine Abstammung von den australischen bodenlebenden Formen, *Geopsittacus* und *Pezoporus*, postuliert. Eine direkte Abstammung von ursprünglichen, waldbewohnenden Papageien ist jedoch wahrscheinlicher, zumal auf Neuseeland wegen des Fehlens endemischer Säugetiere zahlreiche Formen aus verschiedenen Vogelordnungen die Flugfähigkeit verloren haben. Als Vorfahre kommt *Geopsittacus* sicher nicht in Betracht, da er sich als Offenlandvogel an das Bodenleben angepaßt hat und deshalb einen kurzen Darm besitzt (BEDDARD 1898), wogegen *Strigops* den primitiven langen Darm der Waldform beibehalten hat.

5. Zusammenfassung

1. Der Verdauungstrakt der Papageien wurde grobmorphologisch, histologisch und teilweise mit dem Raster-Elektronenmikroskop auf strukturelle Anpassungen im Zusammenhang mit der Ernährungsradiation untersucht. Als Untersuchungsmaterial standen mehr als 500 Individuen aus 134 Arten und aus fast allen Gruppen rezenter Papageien zur Verfügung.

2. Bei einer insgesamt großen Einheitlichkeit der Verdauungsorgane im mikroskopischen Feinbau ergeben sich zwischen verschiedenen Nahrungsspezialisten Unterschiede in der Grobmorphologie sowie in zahlreichen quantitativen Merkmalen.

3. Der Oesophagus zeigt bei den Loriinae, weniger ausgeprägt bei andern Nektarfressern, zahlreiche Anpassungen an Nektarivorie. Dazu gehört eine spezielle Kropfkongfiguration, welche ein passives Zurückhalten flüssiger Nahrung ermöglicht.

4. Die Schleimdrüsen des Oesophagus sind bei allen Arten stark gekammert und stets auf die Pars thoracica beschränkt. Ihre Ausdehnung in diesem Abschnitt variiert weitgehend in Abhängigkeit von der Konsistenz der Vorzugsnahrung.

5. Im Drüsenmagen sind bei allen Arten Gll. proventriculares superficiales vorhanden, welche z. T. mit polygonalen Zellen ausgekleidet sind.

6. In Abhängigkeit von der Partikelgröße der Nahrung wird das Lumen des Drüsenmagens zugunsten einer Vermehrung des Pepsinogen produzierenden Gewebes verkleinert. Dies kann durch Vergrößerung oder stärkere Schichtung der zusammengesetzten Drüsen sowie durch die Bildung von Drüsenfeldern erreicht werden. Tendenzen zur Steigerung der Effizienz des Drüsenmagens sind v. a. bei Nektarfressern, unter den Körnerfressern bei den Spezialisten auf kleine Samen, zu erkennen.

7. Das Schaltstück variiert in der Ausdehnung je nach seiner Bedeutung als Speicherraum und nach der Möglichkeit eines Aufschlusses der Nahrung durch Pepsin vor einer mechanischen Bearbeitung im Muskelmagen.

8. Im Muskelmagen zeigen die Mächtigkeit der Muskulatur und die Struktur der inneren Oberfläche Anpassungen an die mechanische Beschaffenheit der Nahrung. Bei extremen Nektarfressern ist der Muskelmagen stark reduziert.

9. Bezüglich der Darmlänge und der Ausdehnung des Falten oder Lamellen tragenden caudalen Bereiches bestehen große Unterschiede zwischen den verschiedenen Ernährungsgruppen. Bei Nektarfressern und extremen Körnerfressern ist der Darm kürzer als bei eher omnivoren Formen.

10. *Psittichas* zeigt einen extrem kurzen Darm mit Zotten bis weit in die Kloake hinein. Er weist eine unter den Wirbeltieren einmalige Verlängerung der Microvilli im Darm auf. In geringerem Ausmaß verlängerte Microvilli kommen auch bei Nektarfressern (Loriinae, *Loriculus*) vor.

11. Durch eine Beurteilung der Merkmalszustände nach den Kriterien „ursprünglich — abgeleitet“ wird versucht, die morphologische Ausgangssituation für die adaptive Radiation des Verdau-

ungstraktes bei Papageien zu ermitteln. Als Ausgangsformen müssen granivore Waldformen angenommen werden. Die von verschiedenen Autoren als ursprünglich eingestuftes Loriinae, *Nestor* und *Psittichas* sind in den Verdauungsorganen hochspezialisiert.

12. Das Vorkommen einer extremen Darmlänge wird im Zusammenhang mit der Ernährungsweise diskutiert. Es wird die Hypothese aufgestellt, daß lange Därme mit einem wenig differenzierten Schleimhautmuster innerhalb der Papageien einem ursprünglichen Zustand entsprechen.

13. Die Modifizierbarkeit des Verdauungstraktes durch individuell verschiedene Ernährung darf bei Papageien als gering betrachtet werden.

14. Die morphologische Differenzierung der Verdauungsorgane wird verglichen mit den aktuellen Vorstellungen über Verwandtschaftsbeziehungen bei Papageien.

6. Literatur

- BARTHEL, P.: Beitrag zur Histologie des Oesophagus der Vögel. Z. wiss. Zool. **59** (1895), 655—689.
- BEDDARD, F. E.: The structure and classification of birds. Longmans, Green, London 1898.
- On the alimentary tract of certain birds and on the mesenteric relations of the intestinal loops. P.Z.S. London 1911, 47—93.
- BÖKER, H.: Flugvermögen und Kropf bei *Opisthocomus cristatus* und *Stringops habroptilus* (sic). Gegenbaur Morph. Jahrb. **63** (1929), 152—207.
- BOETTCHER, H. VON: Papageien. Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt 1959.
- BRERETON, J. LE GAY: Evolution within the Psittaciformes. Proc. XIII Int. Orn. Congr. 499—517, Ithaca 1963.
- CADE, T. J., and DYBAS, J. A.: Water economy of the Budgerygah. Auk. **79** (1962), 345—364.
- CHURCHILL, D. M., and CHRISTENSEN, P.: Observations on pollen harvesting by brush-tongued lorikeets. Aust. J. Zool. **18** (1970), 427—437.
- CLARKE, C. M. H.: Observations on population, movements and food of the Kea (*Nestor notabilis*). Notornis **17** (1970), 105—114.
- CONOVER, W. J.: Practical nonparametric statistics. Wiley, New York, London, Toronto 1971.
- COURTNEY, J.: Comments on the taxonomic position of the Cockatiel. Emu **74** (1974), 97—102.
- EASTMAN, W. R., and HUNT, A. C.: The parrots of Australia. Angus and Robertson, Sidney, London, Melbourne 1966.
- EISENMANN, E., and FORSHAW, J. M.: *Ptyctolophus ducrops* BONAPARTE, 1850 (Aves): Proposed suppression under the Plenary Powers and validation of *Cacatua ducorsii* PUCHERAN, 1835. Bull. zool. Nom. **31** (1974), 240—243.
- EVANS, H. E.: Anatomy of the Budgerigar. In: PETRAK, M. L.: Diseases of cage and aviary birds, p. 45—112. Lea and Febiger, Philadelphia 1969.
- FEDER, F.-H.: Beitrag zur makroskopischen und mikroskopischen Anatomie des Verdauungsapparates beim Wellensittich (*Melopsittacus undulatus*). Anat. Anz. **125** (1969), 233—255.
- FORSHAW, J. M.: Parrots of the world. Lansdowne, Melbourne 1973.
- GADOW, H.: Versuch einer vergleichenden Anatomie des Verdauungssystems der Vögel. Jena. Z. Naturwiss. **13** (1879), 92—171.
- GLENNY, F. H.: A revised classification of the Psittaciformes based on the carotid artery arrangement pattern. Ann. Zool. Agr. **2** (1957), 47—56.
- GRESCHIK, E.: Der Verdauungskanal der Rotbugamazone (*Androglossa aestiva* LATH.). Aquila **24** (1917), 152—174.
- GÜNTERT, M., und ZISWILER, V.: Konvergenzen in der Struktur von Zunge und Verdauungstrakt nektarfressender Papageien. Rev. suisse Zool. **79** (1972), 1017—1026.
- HERPOL, C.: Is de voedingswijze bij vogels een determinerende faktor voor de darmlengte? Gerfaut **56** (1966), 79—99.
- HODGES, R. D.: The histology of the fowl. Academic Press, London, New York, San Francisco 1974.

- HOLYOAK, D. T.: Comments on taxonomy and relationships in the parrot subfamilies Nestorinae, Loriinae and Platycercinae. *Emu* **73** (1973), 157—176.
- HOMBERGER, D. G.: Funktionell-morphologische Untersuchungen zur Radiation der Ernährungs- und Trinkmethoden der Papageien (Psittaci). *Bonn. zool. Monograph.* **13** (1980), 1—192 (im Druck).
- und ZISWILER, V.: Funktionell-morphologische Untersuchungen am Schnabel von Papageien. *Rev. suisse Zool.* **79** (1972), 1038—1048.
- INMAN, D. L.: Cellulose digestion in Ruffed Grouse, Chukar Partridge, and Bobwhite Quail. *J. Wildl. Manage.* **37** (1973), 114—121.
- JACKSON, J. R.: Do Keas attack sheep? *Notornis* **10** (1962), 33—38.
- JOOS, C.: Vergleichende Untersuchungen über die Ontogenese des Darmtrakts von *Melopsittacus undulatus* GOULD (sic.) *Verh. Naturforsch. Ges. Basel* **53** (1941), 15—70.
- KEAST, A.: Bird speciation on the Australian continent. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard* **123** (1961), 303—495.
- KING, A. S., and McLELLAND, J.: Form and function in birds. Vol. 1. Academic Press, London 1979.
- LEŽNICKA, B.: The effect of diet on the histological structure of the esophagus and glandular stomach in the Coot (*Fulica atra* L.). *Zool. Pol.* **21** (1971), 263—280.
- MALICK, L. E.: Modified thiocarbonylhydrazide procedure for scanning electron microscopy: Routine use for normal, pathological, or experimental tissues. *Stain Techn.* **50** (1975), 265.
- McLELLAND, J.: *Systema digestorium*. In: BAUMEL, J. J., et al. (eds.): *Nomina anatomica avium*. Academic Press, London, New York 1979.
- MILLER, M. R. (1975): Gut morphology of Mallards in relation to diet quality. *J. Wildl. Manage.* **39** (1975), 168—173.
- Cecal fermentation in Mallards in relation to diet. *Condor* **78** (1976), 107—111.
- MITCHELL, P. C.: On the intestinal tract of birds. *P.Z.S.* 136—159, London 1896.
- On the intestinal tract of birds; with remarks on the valuation and nomenclature of zoological characters. *Trans. Linn. Soc. London* **8** (1901), 173—275 (1903).
- MOREAU, R. E.: Aspects of evolution in the parrot genus *Agapornis*. *Ibis* **90** (1948), 206—239, 449—460.
- MORTON, E. S.: Avian arboreal folivores: why not? In: MONTGOMERY, G. G. (ed.): *Arboreal folivores*. (Symposium, May 1975: 123—130). Smithsonian Inst. Press Washington 1978.
- MOSS, R.: Effects of captivity on gut lengths in Red Grouse. *J. Wildl. Manage.* **36** (1972), 99—104.
- Winter diets, gut lengths, and interspecific competition in Alaskan ptarmigan. *Auk* **91** (1974), 737—746.
- MÜLLER, S.: Zur Morphologie des Oberflächenreliefs der Rumpfdarmschleimhaut bei den Vögeln. *Jena. Z. Naturw.* **58** (1922), 533—606.
- NIETHAMMER, G.: Anatomisch-Histologische und Physiologische Untersuchungen über die Kropfbildung der Vögel. *Z. wiss. Zool.* **144** (1933), 12—101.
- NITZSCH, C. L.: Zur Anatomie der Papageien. *Z. gesamte Naturwiss.* **19** (1862), 133—152.
- OELHAFEN, M.: Vergleichend morphologische Untersuchungen am Verdauungstrakt einheimischer Rabenvögel (Corvidae). *Diss. Univ. Zürich* 1980.
- OLIVER, W. R. B.: *New Zealand birds*. 2nd. ed. Reed Publ. Wellington 1955.
- PEARSE, A. G. E.: The histochemical demonstration of keratin by methods involving selective oxidation. *Quart. J. Microsc. Sci.* **92** (1951), 393—402.
- PENDERGAST, B. A., and BOAG, D. A.: Seasonal changes in the internal anatomy of Spruce Grouse in Alberta. *Auk* **90** (1973), 307—317.
- PERNKOPF, E., und LEHNER, J.: Vorderdarm. In: BOLK, L., GÖPPERT, E., KALLIUS, E., und LUBOSCH, W.: *Handbuch der vergleichenden Anatomie*. Urban & Schwarzenberg, Berlin, Wien 1937.
- PETERS, J. L.: Check-list of birds of the world. Vol. **3**. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass 1937.
- REICHENOW, A.: Die Vögel. *Handbuch der systematischen Ornithologie*. Vol. **1**. Enke, Stuttgart 1913.
- RENSCH, B.: Organproportionen und Körpergröße bei Vögeln und Säugetieren. *Zool. Jahrb. Allg. Zool.* **61** (1948), 337—412.

- ROMEIS, B.: Mikroskopische Technik. Oldenbourg, München, Wien 1968.
- SACHS, L.: Angewandte Statistik. Springer, Berlin, Heidelberg, New York 1974.
- SALVADORI, T.: Catalogue of the Psittaci, or parrots, in the collection of the British Museum. British Museum, London 1891.
- SCHREINER, K. E.: Beiträge zur Histologie und Embryologie des Vorderdarmes der Vögel. Z. wiss. Zool. **68** (1900), 481—580.
- SMITH, G. A.: Systematics of parrots. Ibis **117** (1975), 18—68.
- SPITZER, G.: Jahreszeitliche Aspekte der Biologie der Bartmeise (*Panurus biarmicus*). J. Orn. **113** (1972), 241—275.
- STEINBACHER, G.: Zur Kenntnis des Magens blütenbesuchender Papageien. Orn. Monatsber. **42** (1934), 80—83.
- Zur Anatomie von *Micropsitta*. Orn. Monatsber. **43** (1935), 139—144.
- STIRTON, R. A., TEDFORD, R. H., and WOODBURN, M. O.: Australian tertiary deposits containing terrestrial mammals. Univ. Calif. Publ. Geol. Sci. **77** (1968), 1—30.
- SWENANDER, G.: Studien über den Bau des Schlundes und des Magens der Vögel. K. Norske Vid. Selskab Skrifter **1901/6** (1901), 1—240 (1902).
- WETMORE, A.: The birds of Isla Coiba, Panama. Smithson. Misc. Coll. **134** (1957), 1—105.
- ZISWILER, V.: Vergleichend morphologische Untersuchungen am Verdauungstrakt körnerfressender Singvögel zur Abklärung ihrer systematischen Stellung. Zool. Jahrb. Syst. **94** (1967), 427—520.

Manuskripteingang: 13. März 1981

Anschrift des Verfassers: Dr. MARCEL GÜNTERT, Zoologisches Museum der Universität, Winterthurer Straße 190, CH - 8057 Zürich.

Curriculum vitae

Am 4. Mai 1946 wurde ich, MARCEL JOHANNES GÜNTERT, als Sohn des MARTIN GÜNTERT und der IDA, geb. KEUSCH, in Merenschwand geboren. Ich bin Bürger von Buttwil AG. Nach dem Besuch der Volksschulen an verschiedenen Orten des Kantons Aargau trat ich im Frühjahr 1962 in die Kantonschule in Aarau ein, die ich bis zum Abschluß mit der Matura (Typ B) im Frühjahr 1966 besuchte. Im Sommersemester 1966 begann ich mit dem Studium der Biologie an der Universität Zürich, wo ich im Mai 1972 mit dem Diplom als Naturwissenschaftler, mit Hauptfach Zoologie, abschloß.

Im Herbst 1972 begann ich mit der Arbeit an meiner Dissertation unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. V. ZISWILER am Zoologischen Museum der Universität Zürich. Von Oktober 1972 bis September 1976 war ich als Halbassistent vom Schweizerischen Nationalfonds angestellt. Seit Oktober 1976 bin ich als Assistent am Zoologischen Museum der Universität Zürich tätig.

Während meines Studiums besuchte ich Vorlesungen und Kurse der Damen und Herren Dozenten K. AKERT, J. BIEGERT, H. BURLA, P. S. CHEN, C. CLAUDE, C. H. EUGSTER, K. VON FISCHER, E. HADORN, E. JUNGEN-HAUSCHTECK, ST. KUBIK, E. KUHN-SCHNYDER, H. KUMMER, M. LÜTOLF, R. NÖTHIGER, H. R. OSWALD, D. RAST, O. ROHWEDER, A. RUTISHAUSER, J. SCHLITTLER, P. TARDENT, G. TÖNDURY, B. L. VAN DER WAERDEN, G. WAGNER, H. WANNER, R. WEHNER und V. ZISWILER.

